Überreicht vom Verfasser
Edgar F. Cyriax

Zur

Physiologie des Flimmerepithels

bei Wirbelthieren.

Inaugural-Dissertation

der medicinischen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Heinrich Kraft

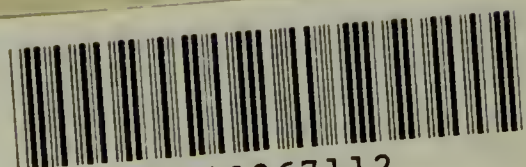
aus Ulm.



STRASSBURG

Buchdruckerei C. Goeller, Magdalenengasse 20.

1891.


22102367112

Zur
Physiologie des Flimmerepithels
bei Wirbelthieren.

Inaugural-Dissertation

der medicinischen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Heinrich Kraft

aus Ulm.



STRASSBURG
Buchdruckerei C. Gœller, Magdalenengasse 20.
1891.

Gedruckt mit Genehmigung der medicinischen Facultät der Universität Strassburg.

Referent: Prof. Dr. Goltz.

Während die Gebiete der Nerven- und Muskelphysiologie heut zu Tage bis in weitgehende Einzelheiten ausgearbeitet sind, ja über bestimmte Fragen geradezu gewisse Schulen einander gegenüberstehen, stossen einem, sofern man sich über Protoplasma- und Flimmerbewegung zu orientiren sucht, ausser relativ wenig Positivem recht viele offene Fragen auf. Man ist erstaunt, das Complicirtere vielfach gelöst, das in seinen Functionen Einfachere, tiefer Stehende in seinem Kern kaum berührt zu sehen. Der junge Mediciner erfährt bald, auf welchen Bahnen zweckmässige Bewegungen einzelner Muskelgruppen ausgelöst werden, welche Bedingungen aber jene Tausende von Flimmerzellen einer Tube so zusammenwirken lassen, dass ein reifes Ei vom Ovarium zum Uterus befördert wird, welche Factoren den Epithelialbelag der Bronchien und der Luftröhre den secernirten Schleim sammt dem inhalirten Staub entgegen der Schwere nach oben und aussen schaffen lassen, das bleibt ihm, insoweit es sich um die Vorgänge im Einzelnen handelt, bis jetzt so ziemlich verschlossen. Und doch ist am Ende die Arbeit der Flimmerepithelien auch vom rein praktischen medicinischen Standpunkt aus nicht zu unterschätzen, wenn man bedenkt, wie viel leichter bei starker Aspiration pathogene Keime sich ansiedeln können, sobald jener Schutzbelag bei katarrhalischer oder sonstiger Schädigung der Schleimhaut seine Kehrarbeit, möchte ich sagen, nicht mehr normal zu besorgen vermag und dem Vordringen bis in das Lungengewebe keine Schranken mehr setzt, wie viel leichter, sage ich, eine solche Ansiedlung dann

1

statt haben kann, als wenn jene Millionen Kehrbesen alles aus Bronchien und Luftröhre hinausfegen, was nicht hineingehört.

Da ich in einigen Fragen auf dem Gebiet der Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren Klärung versprechen kann, so glaube ich einigen Interesses für eine Arbeit sicher zu sein, die in der glücklichen Behandlung einer Preisaufgabe der Tübinger medicinischen Facultät[1]) ihren Anfang nahm und die ich während meiner Assistentenzeit im Tübinger physiologischen Institut im Wintersemester 1888—89 und späterhin noch unter der fördernden Anregung und Leitung meines verehrten Lehrers, des Herrn Professor Grützner, weiter durchführen zu können das Glück hatte.

---

1) Preisaufgabe für das Jahr 1887—88: „Es sind Beobachtungen anzustellen über die physiologische Thätigkeit der verschiedenen Flimmerepithelien bei höheren Wirbelthieren."

I. Die formalen Verhältnisse der Flimmerbewegung.

a) Nomenclatur. Methodik.

Ehe ich auf die Untersuchung selbst eingehe, möchte ich, um mich im Folgenden möglichst knapp und verständlich fassen zu können, für einzelne Dinge und Vorgänge ganz bestimmte Bezeichnungen einführen, die ich einer möglichst naheliegenden Anschauungsweise entnommen und zum Theil entgegen dem bisherigen, ziemlich wechselnden Gebrauch auf Anrathen von Herrn Prof. Grützner gewählt habe.

Geht man davon aus, dass bei Betrachtung einer frisch präparirten, normal arbeitenden Flimmerhaut, z. B. der Rachen- und Speiseröhrenschleimhaut des Frosches das Auge den Eindruck der Thätigkeit der Zellen nur aus der dadurch bewirkten, abwärts gerichteten Strömung gewinnt, die aus mitgerissenen kleinen körperlichen Elementen — rothen Blutkörperchen, zugesetzten Tuschepartikelchen — leicht ersichtlich ist, so liegt es nahe, das Bild eines Stromes festzuhalten und alle jene Zellen, die von dem beobachteten Punkt stromaufwärts liegen, als oberhalb gelegen oder „Oberzellen", die stromabwärts befindlichen als unterhalb gelegen oder „Unterzellen" zu bezeichnen. Es wäre also, wenn Figur 1 schematisch einen Theil einer Zellreihe darstellt, die parallel der Längsrichtung einer

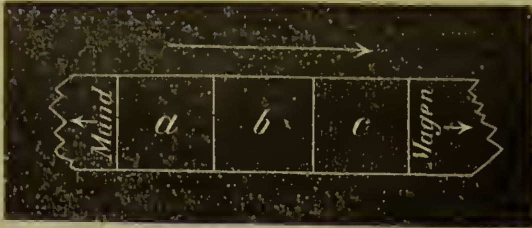


Fig. 1.

Schleimhaut verläuft, und die Strömung von a nach c geht, die Zelle a die Oberzelle von b und c die Unterzelle von b[1]).

Somit sind beim Flimmerbelag der Luftwege der Warmblüter, bei denen die Strömung nasenwärts nach aussen führt, die in den kleinsten Bronchien gelegenen Zellen die Oberzellen im Vergleich zu den weiter aufwärts gegen den Nasenrachenraum befindlichen. Umgekehrt sind bei denjenigen Kaltblütern, wie Fröschen, Kröten, Salamandern, bei denen auf der mit Flimmerepithel besetzten Rachenschleimhaut die wirksame Strömung zum Magen führt, die der Mundöffnung näher gelegenen Zellen die Oberzellen zu den dem Magen näher gelegenen Unterzellen.

Weiterhin möchte ich eine Darstellung der Präparation des geeignetsten Untersuchungsobjektes für die folgenden Beobachtungen vorausschicken, die daran äusserst bequem, grösstentheils auch für Vorlesungszwecke zu wiederholen sind. Nach dem von A. Just[2]) angegebenen und von mir modificirten Verfahren gelingt es leicht, die ganze Rachenschleimhaut des Frosches unter das Mikroskop zu bringen und in durchfallendem Lichte zu beobachten. Man präparirt den Magen und Oesophagus eines möglichst grossen Frosches, — sehr geeignet ist Rana temporaria — trennt die Schleimhaut vom Rachen (wo sie fest angewachsen ist) und spaltet die Speiseröhre der Länge nach in ihrer vorderen Mittellinie. Dann spannt man sie möglichst gleichmässig am besten mit Igelstacheln, die sich nachher knapp am Präparat abschneiden lassen, auf ein Korkplättchen, welches rahmenartig in der Weise hergerichtet ist, dass in einen entsprechenden rechteckigen Ausschnitt ein Stück eines Objektträgers von ca. 26 mm Länge und 10—12 mm Breite mit der oberen Fläche des Korkes in einer Ebene eingepasst ist. Hierüber lässt sich die Schleimhaut ganz eben und

---

1) Grützner bezeichnete in seiner „Festschrift für Valentin" (Physiologische Studien etc., Leipzig 1882) a als die Vorzelle, c als Hinterzelle von b. Er findet es aber zweckmässig, diese alten Bezeichnungen fallen zu lassen und die obigen, entsprechend dem Oberland und Unterland bei Flüssen, einzuführen.

2) Breslauer ärztliche Zeitschrift 1885, Bd. 7, S. 205.

mit einer der natürlichen im Rachenraum entsprechenden Spannung ausbreiten. Die Speiseröhre erträgt bei ihrer stärkeren Faltenbildung der Schleimhaut und der derberen bindegewebigen Unterlage ohne jegliche Schädigung eine mässige Dehnung, wie sie ja beim Hinabschlingen grosser Fliegen, ganzer Wespen und Maikäfer im Leben oft genug nöthig wird [1]).

b) Die normale Erscheinung der Flimmerbewegung und die sogenannte Reizwelle.

Bringt man das frische, wie angeführt vorbereitete Objekt, mit etwas 0,6 %iger NaCl-Lösung bespült, unter das Mikroskop — die gleichmässige Lagerung der Schleimhaut erlaubt trotz des Fehlens eines Deckglases ungestört mit Leitz Objekt 5, Seubert Objekt IV zu untersuchen — so bietet sich dem Beobachter das wunderbare Schauspiel der Flimmerbewegung in einer Weise, die Purkinje's und Valentin's begeisterte Schilderung „de phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii“ wohl begreifen lässt.

Der erste Blick zeigt uns eine eigenthümliche Gliederung in Felder und Rinnen, die parallel der Längsrichtung der Schleimhaut verlaufen. Diese Anordnung, welche, wie auch Just erwähnt, für die auf den Feldern stehenden Zellen eine Beobachtung in der Schwingungsebene der Haare, an den Rändern gegen die Rinnen eine solche senkrecht zur Schwingungsebene gestattet, findet sich, ebenso bei allen von mir untersuchten flimmernden Schleimhäuten von Warmblütern [2]).

Betrachten wir nun am besten einen solchen Saum einer

---

1) Einen ganz entsprechenden Befund hatte ich einmal bei einer frisch geschlachteten Henne, deren Eileiter sich durch ein schon mit dünner Kalkschale versehenes Ei ad maximum ausgedehnt zeigte, ohne dass das Flimmerepithel an derselben Stelle auch nur die geringste Beeinträchtigung in seiner Thätigkeit erlitten hatte. Im Gegentheil erwies es sich zur Beobachtung chemischer und thermischer Reize in seltenem Maasse geeignet.

2) Zur Untersuchung benutzte ich, meist zu vielfach wiederholten Malen, den ganzen Respirationstraktus von Kaninchen, Meerschweinchen, Kalb, Schwein, Taube, Huhn, Luftröhre vom erwachsenen Rind; Uterus und Tuben von Rind, Kalb, Schwein, Kaninchen, Meerschwein, Ziege, Ratte, Katze; Eileiter von Taube und Huhn; Epididymis von Stier, Schwein, Kaninchen, Ratte, Katze, Ziege.

Rinne, so finden wir eine ebenso lebhafte, wie geordnete Thätigkeit, die zumeist nur aus einem raschen, durch mitgerissene Partikelchen erkennbaren Flüssigkeitsstrom entlang einem bisweilen blitzartig aufleuchtenden hellen Saum ersichtlich ist. Allmählich macht sich eine Verlangsamung bemerkbar, und sowohl entlang den Rinnen wie in den breiten Feldern zwischen ihnen gewahrt man eine Erscheinung, die ausserordentlich charakteristisch ist und von allen Beobachtern gesehen und passend mit dem Wogen eines Kornfeldes verglichen worden ist, über welches ein leiser Wind streicht. Immer langsamere Wellen ziehen — und zwar in unserem Präparate, der Rachenschleimhaut des Frosches oder einer beliebigen flimmernden Haut eines Wirbelthieres, — parallel dessen Längsrichtung dahin und zwar stets entgegen der strömenden Flüssigkeit und den in ihr schwimmenden Körperchen.

Engelmann nennt diese Welle „Reizwelle“ und macht die leicht zu bestätigende Angabe, dass ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit den äusseren Bedingungen (Temperatur, Concentrationsgrad der die Schleimhaut benetzenden Flüssigkeiten u. s. w.) auffällig wechselt. Ich habe die Ueberzeugung, dass dieser Wechsel auch im lebenden Körper unter physiologischen und pathologischen Bedingungen häufig genug eintritt. Denn bei 85 Luftröhren von Warmblütern, deren Epithel ich unter stets gleichen Bedingungen untersuchte, erhielt ich, je nachdem sie katarrhalisch afficirt und stark mit Schleim bedeckt oder normal mit mehr dünnflüssigem Sekret bespült waren, ganz verschiedene Ergebnisse. Die Präparate von ersteren nämlich zeigten träge Bewegung und eine langsam sich fortpflanzende Reizwelle, und waren gegen chemische Einflüsse sehr wenig widerstandsfähig. Die anderen dagegen arbeiteten munter und rasch und waren oft noch nach 48 Stunden lebhafter als die ersteren in ganz frischem Zustande.

Dieses langdauernde Fortbestehen einer wohlgeordneten Thätigkeit beweist, nebenbei bemerkt, die völlige Unabhängigkeit unserer Erscheinung vom Nervensystem, da uns so langlebige Nerven namentlich an Warmblütern nicht bekannt sind. Auch konnte ich mich davon überzeugen, dass ganz oberflächlich abgeschabte Längsreihen von Flimmerzellen, die sonst gar keine andern histologischen Elemente enthielten, vollkommen coordinirt weiter arbeiteten. Hiemit will ich natürlich keineswegs behaupten, dass durchaus alles Flimmerepithel (namentlich auch dasjenige bei

Wirbellosen) unabhängig vom Nervensystem arbeite. So erhält man z. B. durch passende Maceration von Flimmerepithelien von Anodonta lange fadenförmige varicöse Fortsätze an den Zellen, die Herr Prof. Eimer hierselbst als nervöse Gebilde anzusprechen geneigt war.

Wie haben wir uns nun jene vom Nervensystem unabhängige Thätigkeit unserer Präparate zu erklären, welche sich in dem Erscheinen der sogenannten Reizwelle documentirt? Engelmann[1]) sagt mit Recht, dadurch, dass die Härchen nicht isochron, auch nicht regellos, sondern in ganz bestimmter Aufeinanderfolge und mit gleicher Frequenz ihre Schwingungen ausführen. Aber diese Reizwelle soll, wie sich Engelmann ausdrückt, „normalerweise, wie es scheint, immer rückwärts, dem an der Oberfläche hinziehenden Flüssigkeitsstrom entgegen“ verlaufen. Schon Grützner sprach die Vermuthung aus, dass die Richtung, in welcher sich die Welle fortpflanzt, die entgegengesetzte ist, wie sie Engelmann annimmt. Auch ich war von der Unwahrscheinlichkeit einer, um mich kurz auszudrücken, gegenläufigen Reizwelle vollkommen überzeugt, konnte aber doch die Thatsache nicht wegleugnen, dass man immer wieder den zwingenden Eindruck einer gegen den Strom verlaufenden Welle bekommt. Und doch besteht, wie ich gleich zeigen werde, keine gegenläufige, sondern eine rechtläufige Welle im Flimmerepithel. Wie bei einem vom Gehirn aus gereizten Muskelnerven nicht die dem Muskel zunächst gelegenen Theile zuerst in Erregung gerathen und dann die mehr centralwärts gelegenen, so sind auch beim Flimmerepithel nicht die stromabwärts gelegenen, sondern die stromaufwärts gelegenen, von denen die Bewegung ausgeht, jenen in ihrer rhythmischen Thätigkeit voraus. Diejenigen Zellen also, welche überhaupt, wenn ein Körper über die Schleimhaut befördert wird, später in ihrer Wirksamkeit beansprucht werden, sind auch im rhythmischen Schwung ihrer Härchen im Vergleich mit den Zellen, die ihre Arbeit früher zu verrichten haben, ein wenig zurück.

Der Widerspruch der auf Thatsachen basirenden Anschauung mit dem optischen Eindruck erklärt sich aus folgendem Sachverhalt. So, wie man an Flimmerepithelien verschiedener Wirbellosen, z. B. von Bivalven, häufig leicht zwei Wellen sehen kann, von denen

---

1) Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. I, Seite 388.

die eine hin-, die andere herläuft, so ist es auch beim Wirbelthier. Nur ist die eine dieser Wellen ausserordentlich schwer sichtbar. Hier wie dort aber sind beide Wellen stets im obigen Sinne des Wortes rechtläufig, d. h. immer sind die Oberzellen ihren Unterzellen in ihren Bewegungsphasen etwas voraus.

Derartige Beobachtungen, die uns hierüber Aufklärung verschaffen, sind anzustellen an Präparaten, deren Thätigkeit mit möglichster Vermeidung einer Schädigung verlangsamt wurde, z. B. an solchen von Warmblütern[1]) bei starker Abkühlung. Hat sich nämlich hierdurch die Frequenz der Schläge der Haare auf 4—6 in der Secunde herabgemindert, so löst sich das Bild des schimmernden Saumes in der Weise auf, dass das Auge die einzelnen Haare vorerst einmal in einer ganz bestimmten Lage, nämlich nahezu in ihrer vorderen Ruhelage[2]) zu erfassen vermag. Bald sieht man auch, dass der Vorschwung viel schneller (vielleicht fünfmal so schnell) erfolgt als der Rückschwung; während der letztere bei einer Frequenz von 4—6 Schlägen pro Secunde sich so ziemlich verfolgen lässt, ist dies für den Vorschwung erst bei einer weiteren Verlangsamung auf 1—2 Schläge in einer Secunde möglich. Jetzt vermag ein geübtes Auge ein einzelnes Haar während seines ganzen Weges zu verfolgen und jetzt sieht man auch hier die scheinbar rückläufige Welle mit einer rechtläufigen, dem Flüssigkeitsstrom gleichgerichteten Welle abwechseln.

Wie kommen nun diese beiden einander entgegenlaufenden Wellen zu Stande? Die Verhältnisse sind von vornherein durchaus nicht sehr einfach und wohl wesentlich auch aus diesem Grunde bis jetzt nicht ganz recht gedeutet worden. Meine Auffassung, die ich hierüber gewonnen habe, und die auch Herr Prof. Grützner auf Grund meiner und eigener, gleich anzuführender Versuche, sich gleichfalls gebildet hat, ist folgende.

Bleiben wir zunächst bei jener Welle, die man beim Flimmerepithel regelmässig gegen die Strömung verlaufen sieht, der Reizwelle Engelmann's stehen. Es ist eine bekannte physikalische

---

1) Ich empfehle hierzu die Eileiter von Vögeln.

2) Mit vorderer Ruhelage bezeichne ich die Stellung der Haare bei eingetretenem Stillstand, schräg nach vorn in die Stromrichtung übergeneigt; im weiteren Sinne dann aber auch die Stellung in dem Momente relativer Ruhe beim Uebergang vom Vorschwung in den folgenden Rückschwung.

Thatsache, dass eine Welle stets von denjenigen Theilchen auszugehen scheint, welche in der Phase der Bewegung voraus sind, zu denjenigen hin, welche gegen sie in der Phase zurück sind. Hiernach müssten wir, falls unsere Anschauung recht wäre, und die Oberzellen den Unterzellen in der Schwingungsphase stets ein wenig voraus wären, rein theoretisch genommen, nur rechtläufige Wellen von oben nach unten verlaufen sehen. Woher nun der Widerspruch unserer Theorie mit dem Befund und der Anschauung Engelmann's? Es lässt sich nicht unschwer zeigen, dass jene physikalische Annahme im Grossen und Ganzen natürlich richtig ist, aber in Bezug auf den subjectiven optischen Eindruck unter bestimmten, hier eben in Betracht kommenden Verhältnissen Ausnahmen erleidet.

Wenn man an einem kleinen Modell aus Drähten[1]), wie ich es benützte, oder an einer Wellenmaschine von Reusch[2]), wie sie Herr Professor Grützner gebrauchte, die Thätigkeit des Flimmerepithels, wie wir sie annehmen, nachahmt, wenn man z. B. an letzterem Apparat eine fortschreitende (akustische) Welle beobachtet, so sagt jeder Unbefangene, darüber befragt, was er sieht, er sehe etwas hin- und etwas zurückgehen. Das, was über den ganzen Spalt hingeht, ist eine in bestimmter Richtung fortschreitende Verdichtung der Theilchen. Was dagegen zurückzukommen scheint und in seiner Bewegung immer unterbrochen wird, also immer nur

---

1) Ich stellte mir ein derartiges Modell, dem ich für das Verständniss der Sache mancherlei verdanke, in folgender einfachen Weise dar. Man biegt eine Anzahl gleich langer Drahtstücke über ihrer Mitte zu einer Oese um, so dass diese in ein grösseres (unteres) und ein kleineres (oberes) Ende übergeht. Letzteres biegt man bei allen Drähten ein wenig schräg nach einer Richtung, so dass die um ihre Oesen frei beweglichen Drähte in gerader Linie und in gleichen Abständen an einer Leiste angenagelt, sich mit ihren oberen Enden wie eine Reihe ruhender Flimmerhaare ausnehmen. Durch Hinüberfahren über die unteren Enden von der Seite her, nach der die oberen abgebogen sind, kann man sich die Flimmerbewegung in der Erscheinung der sogenannten rückläufigen Reizwelle Engelmann's reproduciren und sich von der Richtigkeit der oben gegebenen Erklärung überzeugen.

2) Ein etwa 1 m langer und 0,1 m dicker Cylinder, dessen Mantel mit abwechselnden schwarzen und weissen, schräg verlaufenden Bändern überzogen ist, wird um seine horizontale Axe gedreht. Von dem sich drehenden Cylinder wird durch einen schmalen Längsspalt nur ein kleiner Theil seines Mantels übersehen, der eben das Bild der Welle zeigt.

kürzere Strecken zurückzulegen scheint, fasst der unbefangene Beobachter als eine gegen die fortschreitende Verdichtung sich bewegende Verdünnung auf. Rein theoretisch betrachtet, ist erstere die Verdichtungsphase, letztere die Verdünnungsphase einer fortschreitenden Longitudinalwelle; in beiden ist natürlich die Fortpflanzungsrichtung der Bewegung dieselbe, aber in der Verdünnungsphase hat jedes einzelne Theilchen eine Schwingungsrichtung, die dieser Fortpflanzungsrichtung entgegengesetzt ist. Da aber unser Auge leichter diese Einzelbewegung in ihrer Richtung als die Fortpflanzung ihres Eintrittes bei einem Theilchen um das andere in der entgegengesetzten Richtung zu erfassen vermag, so sprechen wir fälschlicher Weise, in einer optischen Täuschung befangen, von einer gegenläufigen Welle (Verdünnungsphase), während factisch nicht diese, sondern nur die Eigenbewegung der Theilchen in derselben eine gegenläufige ist. Es pflanzt sich eine rückwärts gerichtete Bewegung nach vorwärts in der Reihe fort. Nachdem diese Thatsache constatirt ist, wollen wir, entsprechend dem beim Flimmerepithel schon eingeführten Sprachgebrauche, den Ausdruck „Welle“ für zwei zusammengehörige, aber als getrennte Erscheinungen imponirende Theile einer ganzen Welle (bei welcher ein schwingendes Theilchen einen Hin- und Hergang macht), also für die vorstehend als Verdichtungs- und Verdünnungsphase bezeichneten Wellencomponenten beibehalten. Es entspricht somit in Folgendem der „Verdichtungswelle“, bei welcher die Theilchen näher aufeinanderrücken, der Ausbreitungsvorgang des raschen Schwunges der Härchen nach vorwärts, der „Verdünnungswelle“ dagegen, bei welcher die Theilchen gleichsam vor einander fliehen, der Ausbreitungsvorgang des langsameren Rückschwunges.

Beim Flimmerepithel spielt sich nun aber der ganze Vorgang etwas anders ab, als bei der Wellenmaschine, da bei dieser der Vor- und Rückschwung der Theilchen gleich schnell erfolgt, während beim Flimmerepithel infolge des viel schnelleren Vorschwunges dieser selbst, sowie sein Fortschreiten (die Verdichtungswelle) kaum zur Beobachtung gelangt. (Siehe S. 11, Anmerk.) Vielmehr ist hier nur die Verdünnungswelle zu sehen, weil nur der langsame Rückschwung der einzelnen Haare von unserem trägen Auge verfolgt werden kann. Und darüber, dass dieser Rückschwung ebenso wie der Vorschwung von der Oberzelle zur Unterzelle fortschreitet,

geben wir uns zunächst gar keine Rechenschaft. Erst wenn, wie besprochen, eine wesentliche Verlangsamung eingetreten ist, lässt sich das Fortschreiten des Rückschwunges wie des Vorschwunges in der Form einer von Oberzelle zu Unterzelle ziehenden Welle beobachten.

Wer unter Festhaltung dieser Thatsachen jetzt eine mässig verlangsamte Flimmerzellenreihe, besonders im Aufblick, betrachtet, wird mir Recht geben, dass man das nicht sieht, was nach Engelmann's Theorie einer rückläufigen Reizwelle gesehen werden müsste, dass nämlich eine Oberzelle von der Unterzelle die Bewegung aufnähme, vielmehr beobachtet man, dass die Haare der Oberzelle stets schon weiter zurück sind als die der Unterzelle und dadurch wird der eigenartige Eindruck eines sehr kurzwelligen Rieselns, nicht einer weitausgreifenden Wellenbewegung hervorgerufen. Es ist etwas charakteristisch Abgerissenes in dem Fortschreiten des Rückschwunges, während dasjenige des Vorschwunges, bei welchem Schwingungsrichtung und Fortpflanzungsrichtung der Bewegung zusammenfallen, dem aufmerksamen Auge in einem weithin ziehenden, blitzartigen Aufleuchten, entlang dem eingestellten Saum, sich documentirt.

Nach mancherlei Bemühungen von meiner und Herrn Professor Grützner's Seite, diese Vorgänge in möglichst einfacher und übersichtlicher Weise zu versinnbildlichen, entstand schliesslich folgende schematische Zeichnung, die sich auch, auf einer stroboskopischen Scheibe mit 20 Schlitzen zweckentsprechend angebracht, sehr gut zur Demonstration der Flimmerbewegung eignet[1]).

---

1) Zeichnet man sich, wie dies in ähnlicher Art schon Purkinje und Valentin thaten, die Haare 1—20 (s. S. 12) im Kreis auf die Bildscheibe eines Purkinje'schen Stroboskopes mit 20 Schlitzen, so dass man beim Drehen der Scheiben eine grössere Anzahl Haare auf einmal übersieht, und markirt sich ferner, wie dies Herr Professor Grützner als sehr zweckmässig empfiehlt, die vorschwingenden Haare alle etwa mit rothen, die rückschwingenden mit blauen Spitzen, so sieht man die Verdichtungswelle (roth) sehr schnell in der Richtung des wirksamen Schlages der Haare hinwegeilen, die Verdünnungswelle (blau) aber scheinbar in entgegengesetzter Richtung langsamer über die Haare sich bewegen. Dieses rothe Aufblitzen tritt zurück gegen das deutliche Hervortreten der blauen Spitzen, die genau wie das Präparat eine gegenläufige Verdünnungswelle vortäuschen.

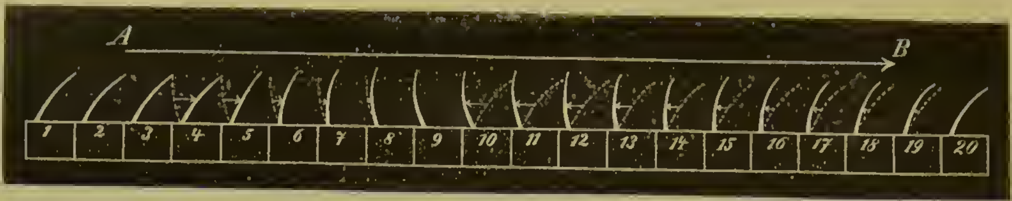


Fig. 2.

Zwanzig hintereinander gelegene Flimmerhaare in Thätigkeit. Strömungsrichtung A B. Mundende 1, Magenende 20. Haar 4—8 im Vorschwung, Haar 10—19 im Rückschwung begriffen; 1—3 und 20 in vorderer, 9 in hinterer Ruhelage.

Die vorstehende Zeichnung (Figur 2) stellt gewissermaassen eine Augenblicksaufnahme von 20 hinter einander gelegenen thätigen Flimmerzellen, beziehungsweise immer nur je eines Haares derselben dar. Haar 1 läge nahe dem Munde, Haar 20 nahe dem Magen: 1 wäre also Oberhaar von 2, 2 Oberhaar von 3; 3 dagegen Unterhaar von 2 und so fort. Die Haare mit den niedrigen Zahlen sind also in ihren Schwingungsphasen den Haaren mit den höheren Zahlen voraus. Die Haare 1—4 befinden sich in ihrer vorderen Ruhelage, in welcher, nebenbei bemerkt, alle Härchen im Uebergang von dem raschen, energischen Vorschwung zum trägeren, matten Rückschwung ziemlich lange verharren. Die Härchen 5—8 sind in ihrem Vorschwung begriffen, und zwar sind die kleinzahligen Oberhaare ihren grösserzahligen Unterhaaren in der Schwingungsphase voraus. Es hat nämlich 4 seinen Vorschwung gerade beendet, 5 hat ihn beinahe vollendet, 6, 7 und 8 sind in demselben begriffen und 9 (beziehungsweise 10) schickt sich gerade an, ihn zu beginnen. Es sind also die Härchen 4—8 von ihren rückwärtigen Ruhelagen, die punktirt gezeichnet sind, um so weiter nach vorn entfernt, je weiter sie zurückliegen nach dem Munde zu, so wie es die Längen der von links nach rechts verlaufenden Pfeile (→) anzeigen.

Wir wenden uns weiter zu den Härchen 9—20. Härchen 9 und 10 befinden sich in hinterer Ruhelage, 10 hat soeben seinen Rückschwung beendet, 11—19 sind in demselben begriffen, und wiederum sind die Oberzellen ihren Unterzellen ein wenig im Schwunge voraus, wie aus den kleinen von rechts nach links verlaufenden Pfeilen (←) zu ersehen ist, welche die punktirt gezeichneten vorderen Ruhelagen der Härchen mit ihren entsprechenden Lagen während des Rückschwunges verbinden. Da der Rückschwung viel langsamer erfolgt, als der Vorschwung, breitet sich

der Rückschwung scheinbar über eine viel grössere Fläche aus und das ist neben der Langsamkeit der Bewegung und dem Umstande, dass die einzelnen Härchen, welche sich von einander entfernen und von einander zu fliehen scheinen, dadurch im Einzelnen wie in ihrer Gesammtheit besser sichtbar werden, die Ursache, weshalb man ihn als rückwärts verlaufende Welle zu Gesicht bekommt. Von Haar 10—20 verläuft die Verdünnungswelle (wenn ich so sagen darf) der Härchen des Flimmerepithels, die ganz wie bei der Wellenmaschine einen entgegengesetzten, im Sinne der Pfeile ←gerichteten Verlauf als die Verdichtungswelle zu haben scheint. Die Verdichtungswelle hingegen der Härchen reicht von Haar 4—9, sie verläuft, so wie die Pfeile es anzeigen, in der Richtung des wirksamen Schlages, ist aber für gewöhnlich bei der grossen Geschwindigkeit dieses Schlages nicht, oder nur in einem blitzartigen Aufleuchten des von den stark lichtbrechenden Haaren gebildeten Saumes zu bemerken.

Als wesentliches Ergebniss dieser Untersuchurgen betrachte ich hiernach die Thatsache, dass die Oberzellen (was man vom physiologischen Standpunkte geradezu fordern musste) ihren Unterzellen in ihrem Vorschwunge und, was man bisher nicht beachtete, natürlich auch in ihrem Rückschwunge voraus sind, dass es also keine rückwärts verlaufende „Reizwelle" giebt. Vielmehr vollzieht sich die ganze Bewegung, wie aus Fig. 2 ersichtlich, in Form einer rechtläufigen, das heisst in der Richtung des wirksamen Vorschwungs verlaufenden Welle.

Hierbei bin ich mir natürlich bewusst, dass diese Darstellung nur eine schematisirende ist und selbstverständlich nur dann vollkommen zutrifft, wenn alle Härchen genau je gleich lange Zeiten sowohl für den Vorschwung, wie für den Rückschwung und ihre vordere, beziehungsweise hintere Ruhelage brauchen. Ganz abgesehen von dem Umstande, dass dies selten in aller Strenge, namentlich von einer grösseren Zahl hintereinander gelegener Zellen gilt (es sterben beispielsweise die oberen, dem Munde nahe gelegenen Zellen früher ab, als die unteren), so kommen nicht selten Fälle zur Beobachtung, in denen eine grosse Zahl von Haaren, so weit das Auge es wahrnehmen kann, zu gleicher Zeit den Vorschwung ausüben. Dies erfolgt sichtbarlich dann, wenn das Epithel angestrengt arbeitet, das heisst wenn es einen verhältniss-

mässig schweren Körper vorwärts zu schaffen hat oder zäher Schleim viele Haare mit einander verbindet. Es ist dann thätig nach Art von Arbeitern, welche an einem Strick einen Rammklotz in die Höhe heben und um ihre Kräfte nicht zu verzetteln, gleichzeitig gewöhnlich auf Commando an dem Stricke ziehen müssen.

Anders und in der Norm arbeitet — nebenbei bemerkt — das Flimmerepithel dann, wenn es verhältnissmässig kleine Körperchen beziehungsweise Flüssigkeit, in der jene Partikelchen schwimmen, fortzubewegen hat. Dann tritt, wenn auch vielleicht nicht immer ein Haar, so doch immer Gruppen von einzelnen Haaren nacheinander in Thätigkeit. Es arbeitet dann so, wie eine Reihe hintereinander aufgestellter Maurer, die sich Backsteine zuwerfen. Der kräftige schnelle Vorschwung mit belasteten Armen, welcher den Ziegel vorwärts treibt, der langsamere Rückschwung mit leeren und schlaffen Armen, welcher dem Ziegel nicht die geringste Rückwärtsbewegung ertheilt, giebt einen überaus treffenden, auch noch in weiteren Einzelheiten übereinstimmenden Vergleich mit unserem Epithel ab, dessen Haare ebenfalls kräftig und stark nach vorwärts, schlaff und langsam nach rückwärts sich bewegen [1]).

Weiter ist in Fig. 2 willkürlich angenommen, dass der Vorschwung der Haare noch einmal so schnell erfolgt, wie der Rückschwung. Es sind demnach auch noch einmal so viel Haare im Rückschwung, als im Vorschwung gezeichnet. In Wirklichkeit ist das Verhältniss ein anderes, nicht wie 1 : 2, sondern grösser, vielleicht wie 1 : 5 bis 6. Demgemäss sind in einem bestimmten Zeitmoment stets 5 bis 6 mal mehr Haare im Rückschwung begriffen als im Vorschwung, was, wie schon bemerkt, wesentlich die scheinbar rückläufige Reizwelle Engelmanns sichtbar macht.

Da nun weiter diese grosse Menge von Haaren mehr oder weniger nach vorwärts gebeugt ist, zudem die Haare eine verhältnissmässig lange Zeit in ihrer vorderen Ruhelage verharren (siehe Fig. 2), ehe sie sich zu dem Rückschwung anschicken, so kommt es, dass, auch wenn man die einzelnen Härchen noch gar nicht genau unterscheiden kann, man sie doch nahezu in vorderer Ruhelage sieht oder zu sehen glaubt. Es hat bekanntlich Brücke [2]) in geistvoller Weise, — worauf mich Herr Professor Grützner auf-

1) Siehe Grützner l. c. S. 7 und 29 ff.

2) Deutsche Rundschau von Rodenberg 1881, Bd. 26, S. 39.

merksam macht — bei der Darstellung bewegter Gegenstände oder Geschöpfe in der Kunst mit Recht darauf hingewiesen, dass der Künstler immer nur die relativen Ruhepausen, die Wendepunkte der Bewegung darstellt und darstellen kann, weil wir thatsächlich nur diese sehen. So ist es auch mit dem Flimmerepithel. Man sieht seine Härchen am ehesten in ihrer vorderen Ruhelage. Ein Unbefangener würde sie wohl auch in ihrer Bewegung so zeichnen.

Wie bekannt hat man sich von jeher bemüht, die schnelle Bewegung der Flimmerhaare durch stroboskopische Methoden des Genaueren zu analysiren, sie gewissermassen aufzulösen. So viel ich aber weiss, haben die Ergebnisse den Bemühungen nicht entsprochen. Auch ich habe mich — ohne von diesen Versuchen zu wissen — vergeblich damit abgemüht und bin erst hinterher (nach Abschluss meiner Arbeit) auf die offenbar beste und ergebnissreichste Untersuchung in diesem Gebiete, nämlich auf diejenige von Martius [1]), aufmerksam gemacht worden. Martius, der leider nichts Genaueres über die Herrichtung der Flimmerhaut angiebt, so dass man nicht ersehen kann, ein wie grosses Stück Haut und unter welchen Bedingungen es zur Beobachtung gelangte, stellte mit seiner offenbar vortrefflichen Methode die maximale Frequenz der Schläge auf 16—17 in der Secunde fest. „Bei diesen hohen Frequenzen, äussert er sich, gelingt es sehr schön, ganz langsam ablaufende stroboskopische Wellen zu sehen, wenn die Schwingungsperiode des Unterbrechers mit der der Cilien nahezu, aber nicht ganz übereinstimmt, am besten, wenn beide etwa um eine Schwingung in der Secunde abweichen.“ Erhöht man die Schwingungsperiode des Unterbrechers, so folgen jene Wellen sich natürlich schneller und wenn ihre Frequenz sich verdoppelt hat, entsteht der Eindruck, als flimmere der ganze Saum wieder und werde ohne Stroboskop betrachtet. In vollkommener Ruhe hat also auch Martius den Saum nie gesehen; vielmehr blieb in „dem ganzen beobachteten Saume der Eindruck einer gewissen Unruhe zurück, der wohl daher kommt, dass nicht alle gleichzeitig beobachteten Cilien mathematisch genau in derselben Periode schwingen“. Es ist ihm wie gesagt nie gelungen, einen flimmernden Saum durch das Stroboskop so zur scheinbaren Ruhe zu bringen, dass ein Bild entsteht wie bei der wirklichen Ruhe nach völligem Erlöschen der Flimmerbewegung. Das ist nun aber selbst im besten Falle —

1) Du Bois-Reymond's Archiv für Physiol. 1884. Supplem. S. 456.

vorausgesetzt dass die Flimmerbewegung sich in Form einer fortschreitenden Welle vollzicht, was übrigens Martius nicht anzunehmen scheint, — gar nicht möglich. Er hätte vielmehr unter der Bedingung eines ausreichend grossen Gesichtsfeldes die Haare ruhend und zwar in Stellungen wie etwa in Fig. 2 sehen müssen.

Nun aber ist natürlich nicht entfernt daran zu denken, dass die Flimmerbewegung so genau und regelmässig sich abspielt, dass von vorn herein eine vollkommene Ruhestellung zu erwarten gewesen wäre. Man denke nur an die Versuche von Lissajous mit unisonen Stimmgabeln und an diejenigen von Hensen und Klünder[1]) über die Genauigkeit der menschlichen Stimme. Wie schwer ist es schon hier, vollkommene Ruhe der Figuren oder Flammenbilder zu erhalten!

Weiter hat auch Martius die Bewegung der Flimmerhaare nicht verlangsamt gesehen, was, wie bekannt, hätte eintreten müssen, wenn die Zahl der Lichtblitze nicht genau mit der Zahl der Schwingungen der Härchen übereinstimmt. Wenigstens giebt er nichts darüber an. Man müsste dann bei vollkommener Methode — vorausgesetzt dass dies eben möglich ist — das merkwürdige Schauspiel haben und die Flimmerbewegung verlangsamt einmal im richtigen, das andere mal im entgegengesetzten Sinne ganz gemächlich sich vollziehen sehen. Ersteres würde dann eintreten, wenn die Lichtblitze etwas seltener sind, als die Schwingungen der Haare, das Zweite aber (also ein schnelles Zurückschwingen und ein langsames Vorschwingen der Haare) dann, wenn die Lichtblitze sich etwas schneller folgten, als die Haare schwingen. Vielleicht gelingt es einem späteren Beobachter, der eigens auf diese Thatsachen achtet, sie auch zu sehen und so die Flimmerbewegung in ihrer ursprünglichen, natürlichen Geschwindigkeit zu analysiren.

Was schliesslich jene über den Saum der Cilien hinstreichenden Wellen gewesen sind, darüber lässt sich nichts Bestimmtes sagen, da nichts über die Richtung angegeben ist, in welcher sie verliefen, die natürlich wieder je nach der Frequenz der Beleuchtung bald eine rechtläufige, bald eine gegenläufige gewesen sein kann.

1) Archiv für Physiologie von Du Bois-Reymond 1879, S. 119.

Bisher habe ich der Einfachheit halber immer nur von einer Zellenreihe, oder nur von wenigen, neben einander befindlichen Zellenreihen gesprochen. Um aber das Bild zu verstehen, welches man bekommt, wenn man, wie oben beschrieben, auf eine grosse flimmernde Fläche blickt, so ist noch Folgendes über die seitlich liegenden Zellreihen zu erwähnen. Kurz gesagt, es sind benachbarte Zellenreihen nicht in ganz gleichen Phasen. Es geht demzufolge über das ganze Präparat der Quere nach nicht eine einzige breite Welle, sondern es schieben sich schmälere und breitere Wellen neben einander hin. Es erinnert mich dies an das Bild, welches man beim Blick von einer Brücke aus auf einen schnell fliessenden Strom bemerkt. Im Grossen und Ganzen schiessen die Wassermassen vorwärts, aber die einen schneller, die anderen unmittelbar daneben befindlichen in Folge von Hindernissen etwas langsamer; es spielen gleichsam in dem raschen Laufe des Flusses die Wellen hinüber und herüber von einem Ufer zum anderen. Damit ist offenbar ein wichtiger Unterschied in dem Verhalten der seitlichen Nachbarzellen zu einander gegenüber demjenigen der Oberzellen zu den Unterzellen gegeben, ein Unterschied, auf den bereits Grützner aufmerksam machte und auf den ich weiter unten noch genauer zu sprechen komme.

II. Die inneren Bedingungen der Coordination.
(Reizung und Reizleitung.)

Unsere wiederholt benützte Rachenschleimhaut vom Frosch, ebenso aber alle flimmernden Schleimhäute von Warmblütern, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, bieten eine höchst beachtenswerthe Erscheinung dar: das Epithel sitzt nicht in regellosem Durcheinander auf der Schleimhaut auf nach Art eines Mosaiks, etwa wie das Pflasterepithel an beliebigen Stellen sich lagert, vielmehr sind die Zellen in einer ganz auffälligen Weise in Längsreihen geordnet, die sich freilich nicht schnurgerade von einem Ende der Haut bis zum anderen hinziehen, die sich aber doch als solche auf weite Strecken verfolgen lassen[1]). Ist zwischen das

1) Sucht man sich von Luftröhren von Warmblütern Präparate durch Abheben des Epithels mit dem Spatel zu entnehmen, so bemerkt man bald, dass man zusammenhängende brauchbare Zellreihen viel eher erhält, wenn

Epithel irgendwo eine grössere Drüse eingesprengt, so biegen diese Reihen um dieselbe herum aus, um sich unter ihr wieder an einander zu schliessen; man kann so sehen, wie bei schwacher Befeuchtung der seichte Flüssigkeitsstrom um das nicht flimmernde Gebiet herum geführt wird. Betrachtet man diese Anordnung von Zellen, so sieht man sich veranlasst, eine Bemerkung, die Engelmann[1]) aus einer Arbeit von Chun[2]) über das Nervensystem der Rippenquallen zieht, auch auf analoge Bildungen höherer Thiere zu übertragen, d. h. wenn dort bestimmten Zellreihen von Ctenophoren eine Reizleitung zur Auslösung der Bewegung der Schwimmplättchen zugeschrieben wird, eine solche Fähigkeit auch den bestimmt geordneten Flimmerzellreihen der Wirbelthiere beizumessen.

Grützner hatte sich die Frage einer Reizleitung in den Flimmerepithelien vorgelegt und dieselbe auf indirektem Wege zu lösen versucht. Indem er nämlich verschiedene lokale Schädigungen setzte, konstatirte er durch Aufsetzen kleiner Signale, ob und in welchem Umfang eine Wirkung auf die Thätigkeit der Umgebung bewirkt werde. Daraus, dass nur unterhalb der geschädigten Stelle die Signale auf eine gewisse Entfernung eine deutliche Verlangsamung erfuhren, schloss er auf eine Fortpflanzung der Schädigung in der Längsrichtung und zwar in der Richtung des wirsamen Schlages. Er sprach hiernach die Vermuthung aus, dass die (dem Munde nahe gelegenen) Oberzellen die Thätigkeit der Unterzellen beeinflussen und ihnen Anstösse zur Bewegung ertheilen; denn ihre Ausschaltung schädigte eben in hohem Grade

---

man parallel der Längsrichtung, als wenn man senkrecht zu derselben abzuschaben versucht. Ganz unverkennbar ist auch nach Maceration in 0,5% Kali bichr. Lösung bei allen Schleimhäuten von Warmblütern und Kaltblütern der Zusammenhang der flimmernden Zellen in den Längsreihen ein viel innigerer, als in anderen Richtungen, in denen von „Reihen“ im strengen Sinne sich auch gar nicht sprechen lässt, weil seitlich benachbarte Zellen durchaus nicht immer auf gleicher Höhe stehen. Die Flimmerzellen sitzen, und das entspricht dem noch genauer zu besprechenden physiologischen Verhalten vollständig, nicht wie Felder eines Schachbrettes neben einander, nach allen Richtungen wie nach der Schnur geordnet, sondern nur die Einfügung in einer Richtung ist scharf eingehalten.

1) Engelmann, Flimmerbewegung in Hermann's Handbuch d. Phys. Bd. I, S. 395.

2) Carl Chun, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abhandlg. der Senkenberg. Gesellsch. XI, 1878.

die Thätigkeit der Unterzellen. Keine Beeinflussung aber liess sich nachweisen von seitlich und stromabwärts gelegenen Zellen.

Nun konnte gegen die Deutung der Grützner'schen Befunde, deren thatsächliche Richtigkeit ja leicht bestätigt werden kann und auch bestätigt wurde, noch eingewendet werden, dass jene Schädigung des Flimmerepithels stromabwärts von der getödteten Stelle vielleicht einfach mechanischen Ursprungs sei, dass es sich da nicht um einen Ausfall von Impulsen handelt. Gerade wie hinter einem Pfeiler in einem Strom keine, oder eine nur geringe Strömung stattfindet, so könnte auch im Flimmerepithel die Stelle unter jener Schädigung so zu sagen trocken gelegt worden sein, und dies um so mehr, je ausgedehnter die Schädigung war, und je zäher die Flüssigkeit ist, welche durch jene Hemmung abgelenkt wird.

Thatsächlich konnte Grützner beobachten, dass an Schleimhäuten, die nicht abgewischt wurden und dicken Schleim producirten, sich gewissermaassen Schleimwälle bildeten, welche die unter der getödteten Stelle liegenden Abschnitte vor einem Ueberzuge mit Schleim und Flüssigkeit schützten, die von oben herkamen; gerade so wie ein in fliessenden Honig gesteckter Spatel stromabwärts von sich keinen Honig hin gelangen lässt. Es bildet sich ein etwa dreieckiger leerer Raum mit unterer Spitze, dessen Basis eben die Breite des Spatels ist. Durchaus ähnlich sind nun die thatsächlichen Verhältnisse beim Flimmerepithel und es fragt sich, beruht die Schädigung jener flimmernden Partieen unterhalb der getödteten Stelle lediglich auf dieser Trockenlegung, ist also die Erscheinung eine nur äusserliche oder ist sie eine mehr innerliche, d. h. beruht sie auf dem Ausfall von Triebkräften, weche sonst die Oberzellen ihren Unterzellen ertheilen, oder ist vielleicht Beides oder noch etwas Weiteres der Fall?

Mit der Beantwortung dieser Fragen hat sich bereits Herr Professor Grützner befasst. Er theilt mir aus seinen Protokollbüchern folgenden dahin zielenden Versuch mit: Wenn man die ganze an einer Stelle geschädigte Schleimhaut unter physiologische Kochsalzlösung bringt, welche in dünner Schicht über der Schleimhaut lagert, so ändern sich die oben angeführten Erscheinungen nicht wesentlich, trotzdem doch jetzt die fragliche Partie mit Flüssigkeit überzogen ist.

Weiter sprechen gegen die rein mechanische Auffassung die-

ser Erscheinung auch die Befunde von Just, welcher zeigen konnte, dass auch, wenn man im lebenden Thier eine Stelle der Schleimhaut schädigt (wo also von Trockenlegung keine Rede sein kann), nichts desto weniger die unterhalb der geschädigten Stelle liegenden Partieen in ihrer Thätigkeit geschwächt waren.

Da man aber immer noch Einwände machen konnte und die Entscheidung dieser Frage, ob es sich hier lediglich nur um eine äussere oder eine innere Schädigung handle, für die ganze Auffassung der Reizleitung im Flimmerepithel von Grund legender Wichtigkeit war, so nahm auf Anregung von Herrn Professor Grützner cand. med. F. König diese Untersuchung wieder auf.

Der Plan der Untersuchung war der, eine eng umschriebene Stelle des Flimmerepithels zu reizen und die Ausbreitung dieser Reizung an der Geschwindigkeit kleiner Signale, die man in der Nähe der Reizstelle aufsetzte, zu beurtheilen. Der hierzu verwendete kleine Apparat stellte ein kleines Metallkästchen dar, auf dessen obere Wand die Flimmerhaut zu liegen kam. Diese Wand war durchweg durch strömendes kaltes Wasser abgekühlt bis auf eine kleine, in der Mitte der Oberfläche des Kästchens gelegene Stelle, die durch eine besondere Zuleitung erwärmt wurde. Die Ergebnisse waren nicht schlagend, vielleicht aus Gründen, auf die ich gleich werde zu sprechen kommen.

Dagegen wurde von König, der die Untersuchungen wegen Zeitmangels nicht weiter fortführen konnte, folgende für unsere Frage wichtige Thatsache gefunden und sicher gestellt. Wenn in einer auf bekannte Art aufgespannten Rachenschleimhaut eines Frosches (die man mikroskopisch beobachtet) der Schlag der Härchen nachzulassen beginnt und das Mundende derselben mit einem in physiologische, mit chinesischer Tusche versetzte Kochsalzlösung getauchten feinen Pinsel bestrichen wird, so zeigen einzelne, weiter abwärts, etwa in der Mitte der Schleimhaut gelegene Zellen eine scheinbar spontane Erregung, noch bevor der Alles belebende Flüssigkeitsstrom (an Tuschpartikelchen kenntlich) sie erreicht hat, und während sonst Alles um sie herum noch ziemlich ruhig ist. Es sind dies gewissermaassen Vorposten, die dem Beobachter das Signal geben, dass innerhalb kürzester Zeit eine allgemeine Erregung durch die anlangende Flüssigkeit, dieser etwas vorauseilend, zu erwarten sei. Diese Erscheinung musste man als einen bestimmten Hinweis darauf auffassen, dass eine besondere Reizleitung in der Richtung

der Strömung stattfinde; denn wie sollte man sich anders die Thatsache erklären, dass noch ehe eine Spur der zugesetzten Flüssigkeit die trägen Zellen berührt hatte, erst einige wenige und dann alle zusammen in lebhafteste Thätigkeit geriethen?

Soweit war die Frage gediehen, als ich im verflossenen Wintersemester meine Arbeit wieder aufnahm und auf Anregung von Herrn Professor Grützner gerade nach dieser Richtung hin weitere Untersuchungen anstellte. Ich war jedoch auf Grund meiner ersten Studien zu der Ueberzeugung gekommen, dass eine makroskopische Beobachtung durch Signale theils wegen des häufig störenden Schleims, vornehmlich aber wegen des zur Entfernung derselben nöthigen Abwischens, ja schon wegen des Berührens der Schleimhaut zu unvermeidlichen Fehlern führt, weil jede derartige Berührung der Schleimhaut mit einer Reizung verknüpft ist. Denn das Flimmerepithel ist in nicht geringem Maasse mechanisch reizbar, was bei der physiologischen Bestimmung des Flimmerepithels zu rein mechanischer Verrichtung nicht zu verwundern, merkwürdigerweise aber vielfach bezweifelt und bisher ohne positive Beweise geblieben ist. Ich hielt mich aus genanntem Grunde wesentlich, sowie Just und König, an die mikroskopische Beobachtung der ganzen Schleimhaut, die zugleich einen viel mehr unmittelbaren Einblick in die Verhältnisse gestattet.

a) Die mechanische Reizbarkeit des Flimmerepithels.

Was die mechanische Reizbarkeit anlangt, so stützte ich meine Annahme derselben auf eine Beobachtung, die ich gelegentlich an einem mittels eines Spatels einer Luftröhre vom Rind entnommenen Präparat gemacht hatte. Die Thätigkeit der Zellen war eine äusserst geringe geworden, theilweise ganz erloschen. Ich suchte dieselbe durch Zufuhr neuer Kochsalzlösung etwas zu heben und wollte zuvor einen Theil der alten durch einen Fliesspapierstreifen von einem Rand des Deckglases her aussaugen. Durch die erzeugte Strömung wurden zwei Zellreihen derart an einander gebracht, dass die Haarsäume sich gegenseitig rieben, und plötzlich entfalteten die zuvor ruhenden Zellen eine lebhafte Thätigkeit. Dadurch war für mich auf eine von verschiedenen bedeutenden Autoren, wie Engelmann und Sharpey, gegen andere angezweifelte mechanische Erregbarkeit aufs Neue hingewiesen.

Weiterhin sprach dafür eine an Samenfäden beobachtete Erscheinung. Dieselben, den Samenleitern eines 24 Stunden zuvor getödteten Kaninchens entnommen, zeigten bei 30° unter dem Mikroskop nur sehr schwache Bewegung. Da ich zu gleicher Zeit die Eileiter einer eben getödteten brünstigen Kuh zur Beobachtung bei der Hand hatte, suchte ich mir über die viel bestrittene Frage Aufklärung zu verschaffen, wie die Samenfäden gegen die Thätigkeit der Flimmerzellen [1]) aufzukommen vermögen. Ein dieser Tube entnommenes Schleimhautstückchen wurde in physiologischer Kochsalzlösung bei 30° C. unter das Mikroskop gebracht, nachdem von dem besprochenen Präparat von Samenfäden das damit behaftete Deckglas darüber gedeckt war. Während eine Controluntersuchung eben noch eine höchst mässige Bewegung der Samenfäden ergeben hatte, zeigten dieselben, offenbar nur unter dem Einfluss der jetzt vorhandenen Flimmerbewegung, eine überraschende Lebendigkeit. Sobald sie gegen die lebhafte Strömung in der Weise anschwammen, dass ihre Axe parallel derselben war, gelang es vielen in rastloser Thätigkeit, sich stromaufwärts zu schaffen, wobei sie sich meist ziemlich knapp an den flimmernden Saum hielten [2]). Unter solchen Umständen konnte ich mich dem Eindruck nicht verschliessen, dass es sich hier für die Samenfäden im Kampf gegen diese Strömung um einen besonderen darin liegenden, wohl mechanischen Reiz handle.

So musste ich mich jetzt ernsthaft fragen, ob nicht gerade solche mechanische Erregung der Faktor sei, der die Coordination beim Flimmerepithel bewirke, ob nicht der directe mechanische

---

1) Auch die am Cervix uteri befindlichen flimmernden Partieen arbeiten, wie ich mich bei Kaninchen, Ratte, Meerschweinchen, Schwein, Rind überzeugte, vaginalwärts, also den Eindringlingen entgegen, nicht, wie verschiedentlich zu lesen ist, in gleichem Sinne.

2) Es wäre vielleicht noch an einen Punkt zu denken; dass nämlich die Samenfäden, wie Enten, die gegen einen schnell fliessenden Bach schwimmen, sich die Stellen geringster Strömung aussuchen. Solche Stellen finden sich beim Flimmerepithel in unmittelbarster Nähe auf den Zellen. Hier sieht man (bei tieferer Einstellung des Mikroskops) oft mit der scheinbar rückläufigen Welle (s. o.) auch eine rückläufige Flüssigkeitsbewegung, die jedoch nur eine sehr unbedeutende, ruckweise und intermittirende ist. Die Spermatozoen schienen mir aber mit Vorliebe gegen den Strom zu schwimmen und der Gegenströmung nicht auszuweichen.

Reiz von der thätigen Oberzelle auf die nächste Unterzelle durch Berührung der Haare oder auch im Sprung über einige, weniger erregbare Unterzellen hinweg durch die blosse Flüssigkeitsverschiebung zur Erklärung genüge. Dabei mehrten sich die Beweise für eine bedeutsame Rolle einer mechanischen Reizung: war in einer Rachenschleimhaut Ruhe eingetreten, so war ein wesentlicher Unterschied zu bemerken, ob ich das Präparat blos durch Einfliessenlassen eines Tropfens physiologischer Kochsalzlösung belebte oder durch einen Strich mit einem darein getauchten Haarpinsel, entlang der ganzen Schleimhaut, erregte. Engelmann[1]) und Sharpey würden entgegnen, der Unterschied bei letzterem Verfahren beruhe auf Wegräumung mechanischer Hindernisse, wie Schleim und dergl. Wie aber, wenn nach 24 Stunden, wo die Becherzellen doch wohl ziemlich erschöpft sind, die Schleimhaut aus physiologischer Kochsalzlösung unters Mikroskop gebracht, keine Bewegung zeigt, ehe der Haarpinsel sie erregt? wenn die tollste dadurch erzeugte Thätigkeit nach Minuten, ja schon nach Sekunden erlischt und zehn-, zwölfmal wieder durch einen Pinselstrich über das Präparat hervorgezaubert wird? Da kann von einer blossen Wirkung einer Entfernung mechanischer Hindernisse kaum mehr die Rede sein, noch weniger wohl, wenn nach 30—40stündigem Liegen seit der Präparation auch ein 3—4maliges Bestreichen in der Stromrichtung unwirksam ist, wohl aber

---

1) Hermann's Handbuch der Phys. Bd. 1, S. 406.

Uebrigens scheint mir auch eine von Engelmann selbst erwähnte Thatsache die mechanische Erregbarkeit des Flimmerepithels zu beweisen. In diesem Archiv Bd. 15, S. 100 beschreibt Engelmann einen für uns interessanten Versuch mit der Flimmermühle. Dieselbe dreht sich mit gleichförmiger Geschwindigkeit, d. h. das Flimmerepithel arbeitet regelmässig, wenn man fortwährend die Unterlage, auf welcher die Mühle steht, leicht erschüttert, etwa durch ein schnell schlagendes Metronom, durch einen Tetanometer oder einfach durch Trommeln mit den Fingern. Es fällt mir natürlich nicht ein, die störende und hemmende Wirkung des dicken Schleims auf der Flimmerhaut zu leugnen (denn es ist wohl dasjenige Ereigniss, über welches man sich am ehesten bei den Versuchen ärgert). Da aber die von Engelmann benutzten Häute (wie ausdrücklich bemerkt wird) sehr wenig Schleim producirten, so scheint mir die durch die Erschütterung erzeugte mechanische Erregung den besseren Gang der Mühle, die natürlich selbst schon mechanisch reizt, bedingt, oder wenigstens mit bedingt zu haben.

ein einmaliges Bepinseln gegen dieselbe, gegen die schräg nach vorn gerichteten Haare, also gleichsam „gegen den Strich“ eine kürzer oder länger anhaltende Bewegung der noch lebensfähigen Zellen hervorbringt.

Doch noch weitere Beweise für die mechanische Erregbarkeit des Epithels: Ich bestreiche mit ausgedrücktem Pinsel eine frische, noch gut befeuchtete, eben erst spontan ruhiger gewordene Haut gar nicht der ganzen Länge nach, sondern nur oberhalb des eingestellten Gesichtsfeldes der Quere nach. In kürzester Zeit sehe ich die lebhafteste Erregung meist entlang der ganzen Schleimhaut bis ans Magenende hinabziehen, in Schnelligkeit und Weite der Ausbreitung wesentlich abhängig von dem Grade der Befeuchtung und der Zeit seit der Präparation, wohl auch von der Stärke des jeweiligen Reizes.

Nun bringe ich die Spitze des ausgedrückten Pinsels am oberen (dem Mundende zugewendeten) Rande des Gesichtsfeldes auf das wieder ruhigere Präparat: sofort statt der vorherigen 1—2 Schläge nicht mehr zählbare in der Sekunde. Ich kann, das Rähmchen verschiebend, die Erregung bis an den unteren Korkrand verfolgen und sehe sie ganz allmählich, im Verlauf von 5—10 Minuten, von oben her nachlassen, schliesslich aufhören und meist nur an dem stets bestbefeuchteten Magenende noch Viertelstunden lang fortbestehen.

Jetzt betupfe ich ebenso am unteren Rand einer eingestellten, gut zu beobachtenden Stelle: Zelle für Zelle setzt ganz allgemach von unten nach oben mit ihrer Thätigkeit ein. Wenn's hoch kommt, pflanzt sich die Erregung bei guten Objekten über die Breite von zwei Gesichtsfeldern (das ist etwa 2 mm) nach oben bei länger anhaltender Reizung fort. Es ist, als müsse die Unterzelle ihrer nächsten Oberzelle mühsam Anstoss um Anstoss ertheilen, bis sie endlich mit eingreift. Damit ist eine wichtige Thatsache gefunden, zu deren Nachprüfung eine sehr bequeme Versuchsanordnung noch angegeben werden soll.

Wir sehen nämlich eine von einem lokalen mechanischen Reiz ausgehende Erregung nach oben und unten ganz verschieden wirken. Ein solcher, einer Zelle ertheilter Reiz überträgt sich sehr leicht auf ihre Unterzellen, d. h. in der Richtung des wirksamen Schlages, sehr viel schwerer auf die Oberzellen.

Zur weiteren Erläuterung dieses Satzes führe ich noch folgende Thatsachen an:

Beobachten wir einmal an unserem hierfür so günstigen Objekt, wie das Flimmerepithel eine leichte, ihm zugemuthete Arbeit verrichtet! Wir lassen eine frische Schleimhaut spontan zur Ruhe kommen, ohne sie jedoch allzusehr eintrocknen zu lassen, was ihre physiologische Thätigkeit schädigen würde. Setzen wir möglichst weit oberhalb einer eingestellten Partie ein leichtes Signal, ein quadratisches Korkstückchen von etwa $^1/_2$—1 mm Seite auf, so sehen wir, ehe dasselbe noch im Gesichtsfeld erscheint, von oben her eine nach unten rasch sich mittheilende, in ihrem Fortschreiten oft kaum verfolgbare Erregung eintreten. Jetzt erst, wo diese vielleicht längst bis zum Magenende fortgeschritten ist, kommt majestätisch das Signal angefahren. Die Zellen vor ihm ziehen es gleichsam mit dem Flüssigkeitsstrom weiter, die Zellen dahinter schieben wacker nach. Seitwärts ist nur auf eine minimale Entfernung, die Breite von wenigen Zellen, ebenfalls lebhafte Erregung zu sehen, daneben wie abgeschnitten Alles ganz ruhig. Ehe noch das Signal das Ende des Präparates erreicht hat, wird es im oberen Theil schon ruhiger, und von oben herab tritt allmählich wieder Stillstand ein. Hat man den Versuch mehrmals wiederholt, so geht die Erregung dem Signal allmählig nicht mehr so weit und nicht mehr in sofortiger maximaler Höhe voraus; diese wird vielmehr erst erreicht, wenn mit Annäherung des Signales der sich geltend machende mechanische Reiz und die weitere Erregungssteigerung dies veranlassen. Rascher und rascher nimmt mit der Zeit das Erregungsstadium nach Passiren des Signales von oben her ab. Schliesslich geht die Erregung dem vorderen Rand der Last jeweils nur um ca. 30—40 Zellen voraus, direct dahinter sieht man nur 3—6 Zellen, oft gar keine mehr in Thätigkeit. Die hinterste Zelle tritt beinahe unter der Last, ja, wie man bei Benützung eines kleinen Deckglassplitters als Signal sehen kann, noch direkt unter derselben in Ruhe, sobald vorn eine andere für sie eingesetzt hat.

Da kann es kaum ein Zweifel mehr sein, dass das, was jene noch gar nicht von einer relativ schweren Last getroffenen Unterzellen schon voraus in Thätigkeit setzt, nicht der mechanische Reiz der auf der Schleimhaut ruhenden Last ist; denn der müsste auch die gerade noch von leichterem oder schwererem Drucke betroffene oder eben befreite Zelle noch arbeiten lassen. Vielmehr muss zu-

dem mindestens noch ein Erregungszustand hinzukommen, der eine viel leichtere Uebertragung eines Reizes von einer gereizten Oberzelle aus, als direkt nur von aussen her, auf die nächsten Unterzellen übermittelt.

Wie geschieht nun diese Reizübertragung?

Um zunächst den Einwurf des Einflusses einer besseren Befeuchtung durch die mit der Erregung fortschreitende Flüssigkeitsmenge auszuschliessen, genügt es, zu erwähnen, dass dieselben Erscheinungen bei vollständig unter physiologischer Kochsalzlösung befindlichen Schleimhäuten mit entsprechend schweren Signalen (kleinen Bleistückchen) zu beobachten sind. Auch hier, wo Alles gleich gut befeuchtet ist, schlagen die unterhalb des Bleistückchens liegenden Haare viel kräftiger als die oberhalb desselben liegenden, ja unter Umständen ganz allein.

Um weiterhin die Wirkung der Flüssigkeit ganz oder wenigstens möglichst zu beseitigen, verfuhr ich folgendermaassen: Ich legte das Präparat so auf den unter einem Winkel von 30—45^{0} gestellten Objecttisch des Mikroskopes, dass das Epithel die Flüssigkeit bergauf zu befördern hatte. Setzt man jetzt am Mundende auf die eben spontan ruhig gewordene Schleimhaut sein Signal, so findet man in kurzem die Erregung wieder bis zum Magenende gelangt, zwischen ihm und dem vorrückenden Signal sich bis zu einem Maximum steigernd. Das Epithel dagegen an dem abschüssigen Mundende, wo durch das Aufsetzen des Signals ein unmittelbarer Reiz ausgeübt war und sich ausserdem Flüssigkeit genug befindet (eben wegen der tieferen Lage) schon in völliger Ruhe, ehe noch das Signal seine Bahn bis zum Ende der Schleimhaut oder auch nur des Gesichtsfeldes durchlaufen hat. Ist dagegen die Thätigkeit schon eine ziemlich geringe und kommt das Signal im Gesichtsfeld kaum vorwärts, so streiche ich oberhalb mit ausgedrücktem Pinsel einige Mal querüber und sehe noch im gleichen Gesichtsfelde eine lebhafte Erregung von oben her das Stückchen erreichen und es rascher weiter führen, trotzdem noch keine Flüssigkeit bis zu dem Signal geschafft worden ist.

Bei alledem macht sich nur der berechtigte Wunsch geltend, diese Verhältnisse unter Bedingungen zu studiren, die nicht verlangen, das Präparat unter dem Mikroskop hin und her zu bewegen, was bei der mechanischen Reizbarkeit der Zellen, die übrigens keine übermässig hochgradige ist, immerhin eine Fehlerquelle

bedingen könnte. Denn jeder Pinselstrich und jedes auch noch so vorsichtige Auflegen eines Signals erschüttert oder bewegt die Schleimhaut[1]), wie man namentlich bei mikroskopischer Beobachtung auf das Deutlichste sieht.

Zu diesem Zwecke empfehle ich folgendes überaus einfache Verfahren: Ein dünner Eisendraht wird an seiner Spitze ein wenig breit geklopft, zurecht gefeilt und schliesslich so gebogen und befestigt, dass er wie ein in horizontaler Axe drehbares Ruder in einem feststehenden Kahn auf einem strömendem Flusse, so auf dem Flimmerepithel leicht und nahezu punktförmig aufruht, aber, weil befestigt, von demselben so wenig wie das Ruder stromabwärts geführt und darum mit dem Mikroskop bequem beobachtet werden kann.

Hierbei gelingt es leicht, folgende mit dem früheren übereinstimmende Beobachtungen zu machen:

Der dauernde, lokal gesetzte mechanische Reiz zeigt sich wirksam

1) sofort und andauernd auf eine weite, nach abwärts gelegene Strecke in den untern, stromabwärts von ihm gelegenen Längsreihen;

2) stromaufwärts zuerst allmählich weiter greifend, dann bald auf den nächst gelegenen Abschnitt zurückgehend in den zugehörigen Reihen oberhalb der direkt berührten Zellen;

3) seitlich nur so weit eine direkte mechanische Einwirkung durch Druck oder durch die infolge der arbeitenden Zellenreihen erhöhte Flüssigkeitsströmung anzunehmen ist.

Es ist wieder recht bezeichnend für die verschiedenen physiologischen Beziehungen einer Zelle zu ihrer Ober- und Unterzelle, dass die im Anfang allmählich nach oben sich ausbreitende Thätigkeitssteigerung schon auf eine kleinere Strecke zurückgeht zu einer Zeit, in welcher nach unten noch nicht der geringste Rückgang, weder in Ausdehnung noch in Frequenz bemerkbar ist. Es wirkt eben nach oben nur der relativ

1) Man kann sich jedoch (wie erwähnt) überzeugen, dass ein Pinselstrich, den man am unteren Schleimhautende zieht, keineswegs durch die gesetzte Erschütterung die stromaufwärts gelegenen Partieen zu erregen pflegt.

schwache mechanische Reiz, den eine Zelle von der anderen von aussen her durch Vermittlung der thätigen Haare erhält, nach unten aber ein ausserordentlich viel stärkerer; denn die Haare schlagen eben nach unten ausserordentlich viel kräftiger als nach oben. Alle bis jetzt mitgetheilten Versuche sind ohne Zwang auf diese Weise, das heisst also durch Uebertragung der Erregung infolge des starken Schlages der Härchen nach abwärts zu erklären. Zu diesem mechanischen äusseren Reiz aber tritt aller Wahrscheinlichkeit nach noch ein zweiter, innerer, hinzu, auf welchen auch die Versuche König's hinweisen und auf den ich später noch genauer zu sprechen komme.

Sehr charakteristisch ist aber auch weiter das Verhalten der seitlichen Zellreihen, das von dem der oberhalb liegenden grundverschieden ist; keine erst sich ausbreitende, dann zurückgehende Betheiligung nach der Seite hin, die nach dem Gesagten wenigstens vorübergehend die entsprechenden Unterzellen mit einbegreifen müsste. Es werden vielmehr von vornherein nur die allernächsten Seitenzellen (vielleicht 2—3) betroffen, die dann aber eben so anhaltend mit ihren Unterzellen erregt und in Thätigkeit bleiben. Man muss sie eben ganz entschieden als einfach mechanisch mitbewegt und miterregt ansehen.

Es ist nun lehrreich, so wie es Grützner in seiner Arbeit ausgesprochen hat, eine sogenannte „Reizfigur“ zu construiren, das heisst die Frage zu beantworten, wie sich in den verschiedenen Richtungen des Raumes ein punktförmiger Reiz ausbreitet. Bleiben wir, um uns die Bedeutung einer solchen Reizfigur klar zu machen, einmal bei dem Herzen stehen, so ist die Reizfigur wohl ein Kreis, wenn ich nur die Oberfläche des Herzens, aber vielleicht nahezu eine Kugel, wenn ich die ganze Dicke des Herzfleisches in Betracht ziehe. Bei Muskeln und Nerven ist die Reizfigur eine gerade Linie, die sich von dem Ort des Reizes nach zwei Richtungen hin entlang der Faser, aber nicht seitlich ausbreitet (wenigstens unter normalen Verhältnissen). Die Reizfigur im Flimmerepithel würde nach dem Gesagten umstehende Gestalt annehmen.

Sei A B C D in Fig. 3 ein Stück Flimmerhaut, welche in der Richtung von A nach C flimmert und sei ferner das quadratische Stück 1 2 3 4 in Erregung versetzt worden, so erfolgt die Ausbreitung dieses Reizes wesentlich nach abwärts, so dass also als erregtes Gebiet anzusehen ist das lange, längsschraffirte

Rechteck 3 4 5 6. Zugleich mit dieser Haupterregung nach unten bestehen nun Nebenerregungen nach oben und nach den beiden Seiten, die aber ganz verschiedener Art und in der Figur horizontal schraffirt sind. Diese beiden Erregungen breiten sich nur sehr wenig aus, am wenigsten diejenigen nach den Seiten.

Bemerkenswerth ist noch die Wirkung des Drahtes, wenn er allzu lange auf der Schleimhaut geruht hat. Dann ist nämlich die unmittelbar stromabwärts von ihm gelegene Partie, die sich zuerst durch lebhafteste Thätigkeit auszeichnete, ruhig geworden. Abwärts von ihr aber flimmert es munter weiter.



Fig. 3.

1 2 3 4 die gereizte Stelle; das längs schraffirte Rechteck 3456 zeigt die bedeutende Ausbreitung des Reizes nach abwärts, das Querschraffirte bezeichnet ungefähr die geringfügige Ausbreitung nach oben und nach den Seiten.

b) Thermische Reizung.

Es war wünschenswerth, diese Verhältnisse auch auf Grund anderer, als blos des mechanischen Reizes zu studiren und hierfür kamen wesentlich Wärme und Electricität in Betracht. Vor allem schien eine möglichst lokale Erwärmung sehr geeignet. Und um wieder unter dem Mikroskop beobachten[1]) zu können, liess ich

---

1) Auf makroskopische Weise hatte bereits Herr Professor Grützner, wie er mir mittheilte, die Wärmereizung und deren Ausbreitung festgestellt, beziehungsweise festzustellen sich bemüht (s. oben die Versuche von König). Ein rechtwinkliges Messingkästchen, auf dessen Oberfläche die Flimmerhaut zu liegen kam, wurde durch fliessendes Wasser an bestimmten Stellen erwärmt oder abgekühlt. Sehr lehrreich und geradezu amüsant ist dann folgender Versuch. Die Schleimhaut liege auf einem Kästchen, das so construirt ist, dass seine linke und rechte Hälfte verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden kann. Beide Hälften seien zunächst kalt; die aufgesetzten Signale kriechen langsam vorwärts. Jetzt erwärmt man die eine, ich nehme an, die linke Hälfte, sofort fängt das linke Signal an zu rasen im Vergleich zu seiner früheren Gangart, das rechte bleibt weit zurück. Jetzt kehrt man das Verhältniss um, kühlt links ab und erwärmt rechts. Das linke Signal geht bald wieder langsam, das rechte überholt es binnen kurzer Zeit. Aus diesem Wettrennen ist also zu ersehen, dass die eine Längshälfte von der

mir folgendes dreikammerige Kästchen zur Durchströmung mit warmem Wasser anfertigen, ähnlich demjenigen, das seiner Zeit Efron (s. dieses Archiv Bd. 36, S. 467) zur örtlichen Abkühlung und Erwärmung von Nerven verwendet hat.



Fig. 4.

In einem rechteckigen, ca. 15 mm hohen Messingrahmen von etwa 30 mm Länge, 10 mm Breite werden der Quere nach im mittleren Drittel im Abstand von 5 mm zwei Glaswände von dünnem weissen Objectträgerglas senkrecht eingelassen und festgekittet und mit dem Rähmchen oben und unten vollständig eben abgeschliffen. Zu jeder der so entstehenden drei Kammern (s. Fig. 4) führt von beiden Längsseiten je eine kleine eingelöthete Messingröhre. Die Röhrchen sind so eingelassen, dass sie der einen (der vorläufig offenen und zur oberen bestimmten) Seite näher stehen als der unteren, damit durch die Strömung etwa dem Wasser beigemischte Luft leichter mitgerissen werde. Als Boden wird ein passend zugeschnittenes Stück eines Objectträgers, als Deckel ein zugepasstes Deckgläschen mit Canada-Balsam auf Rahmen und Glaswände aufgekittet. Das Ganze wird nach sorgfältigem Trocknen mit einem Korkmantel umgeben, der eben mit der oberen Fläche abschneidet. Schliesslich wird für Zu- und Ableitung unter nicht zu starkem Druck gesorgt. Ueber das Deckglas wird nun wie sonst eine Rachenschleimhaut von Rana temporaria aufgespannt und so das Ganze unters Mikroskop gebracht. Das Präparat zeigt sich von der

---

anderen nicht beeinflusst wird und dass eine Ausbreitung der Erregung der Quere nach nicht stattfindet.

Theilt man dann weiter die Schleimhäute in eine oben und unten verschieden temperirte Hälfte, so ist das Ergebniss ein ganz anderes. Grützner erwartete, dass die Erwärmung des oberen Mundendes die ganze Schleimhaut in stärkere Thätigkeit versetzen würde. Dies traf auch thatsächlich zu. Aber auch die Erwärmung der unteren Hälfte (was nicht erwartet wurde) wirkte beschleunigend auf die ganze Schleimhaut freilich bei weitem weniger. Es durchlief ein Signal z. B. eine Schleimhaut, wenn oben und unten abgekühlt wurde, in 54 Sekunden; wenn oben erwärmt und unten abgekühlt, in 37, wenn oben abgekühlt und unten erwärmt, in 47; wenn oben und unten erwärmt, in 33 Sekunden. Erwärmung oder Abkühlung der oberen Hälfte war stets erfolgreicher auf die Thätigkeit der ganzen Schleimhaut, als Erwärmung oder Abkühlung der unteren Hälfte.

einen Schmalseite des Kästchens bis zur anderen, auch über die gläsernen Zwischenwände weg, sofern Canada-Balsam als Kitt diente, der Beobachtung vollständig zugänglich. Man leitet nun Wasser derart hinzu, dass fortwährend vorn und hinten solches von beinahe 0° C., in der Mitte solches von ca. 20° C. fliesst und beobachtet bei dieser Anordnung, die den Fehler der Wärmeausbreitung jedenfalls thunlichst vermeidet. Wenigstens schneidet der Niederschlag, der sich im Zimmer vor Aufsetzen der Schleimhaut auf den beiden äusseren (kalten) Abschnitten des Deckglases bildet, stets scharf mit ihren oberen Wandungen ab. Auch kann man sich durch Auftragen von leicht flüssigen Fettmischungen auf die Glasplatte überzeugen, dass die Erwärmung scharf abschneidet. Die Massen schmelzen ziemlich genau über den direkt erwärmten und erstarren über den direkt erkälteten Stellen.

War nun der Zufluss im mittleren Kanal einige Zeit abgestellt und ist so unter der allgemeinen Temperaturerniedrigung völlige Ruhe eingetreten, die Schleimhaut jedoch sonst in normalem Zustande, so gebe ich den mittleren Zufluss wieder frei und sehe unter dem Einfluss der Wärme das mittlere Feld sich sofort zu reger Thätigkeit beleben, wie aus der schnell über diese Stelle strömenden Flüssigkeit zu schliessen ist. Im unteren Feld besteht trotz der Abkühlung dieselbe Erregung so lange, als der Reiz in der Mitte fortdauert, und erlischt nach dessen Verschwinden erst allmählich in der Richtung von oben nach unten, so dass die Reizwirkung an einer viel weiter abwärts gelegenen Stelle, als sie begann, ihr Ende findet. Im oberhalb gelegenen Feld bleibt von Anfang an die Ruhe mit Ausnahme desjenigen Bezirks bestehen, welcher der Reizstelle zunächst benachbart ist, so dass die anfänglich etwas weiter aufsteigende Erregung den oberen Rand der gläsernen Scheidewand bald kaum mehr überschreitet und, was nebenbei zu beachten ist, dass nicht wie nach unten jede Zelle in den allgemeinen Rhythmus sich einfügt, dass vielmehr von Unterzelle zu Oberzelle die Thätigkeit an Energie und Frequenz abnimmt, wie sich die anstürmende Brandung allmählich im Sande verläuft. Und doch ist hier oben die Schleimhaut nicht etwa durch die Kälte geschädigt, während sie es unter gleichen Bedingungen unten noch nicht ist; vielmehr reagirt sie auf direkten mechanischen und thermischen Reiz so gut wie die untere Strecke.

Der Apparat lässt sich eben so gut zu einer anderen Ver-

suchsanordnung benützen, die wiederum interessante, vielleicht die wichtigsten Aufschlüsse über die Frage der Reizleitung im Flimmerepithel giebt. Ich habe schon oben angedeutet, dass die Reizleitung von Zelle zu Zelle in der Richtung des wirksamen Schlages auf mechanische Art, das heisst durch die Stärke des Schlages der Haare erklärt werden könne, dass aber namentlich auf Grund der König'schen Beobachtungen eine alleinige derartige äussere Reizübertragung nicht ausreichend scheine[1]). Die Hauptfrage war nun die: leiten die Flimmerzellen eine Erregung, auch wenn sie nicht (oder nur wenig) thätig sind? Giebt es also eine innere Reizübertragung, die mit einer nervösen zu vergleichen wäre, ohne dass natürlich dabei an Nerven zu denken ist? Ich bin zu der Ueberzeugung gekommen, dass es eine derartige innere Reizleitung giebt und betrachte folgenden zu wiederholten Malen angestellten Versuch als hierfür beweisend:

Ich leitete durch die mittlere Kammer auf 0—2° C. abgekühltes Wasser, oben und unten dagegen Wasser von 20° C. Die fortgeleitete Erregung äusserte sich im Mittelfeld so stark, dass ein Unterschied zwischen ihm und dem oberen und unteren nicht zu erkennen war. Die allerdings kleine, nur 5 mm breite Mittelstrasse war also trotz der bedeutenden Herabsetzung der Erregbarkeit, wie sie durch eine solche Temperaturerniedrigung bedingt ist, auf gleiche Thätigkeit mit der viel günstiger gestellten oberen und unteren gebracht, ähnlich der unteren im ersten Versuche.

Nun ging ich, indem die Mitte abgekühlt blieb, in den beiden äusseren Leitungen auf 10—12° C. herab. Die Thätigkeit war da im oberen Feld eine geordnete, aber ziemlich schwache (1 bis 2 Schläge pro Secunde), wie denn der obere Theil der Rachenschleimhaut vom Frosch überhaupt in seiner Thätigkeit meist rascher zurückgeht, als der mittlere und untere. In dem Mittelfeld zwischen beiden Glaswandungen herrschte Ruhe, darunter

---

1) Ein gegen die letztere sprechendes, wichtiges Moment führt Engelmann (l. c. S. 381) an. Es ist dies die von ihm gemachte, von mir wiederholt bestätigte Beobachtung, dass auf den Nebenkiemen von Bivalven, z. B. von Anodonta, die Richtung des Schlages der Haare senkrecht ist zur Fortpflanzungsrichtung der deutlich sichtbaren Welle. Bei dieser nach dem Typus der transversalen Welle sich vollziehenden Flimmerbewegung kommen, wie deutlich zu sehen ist, die Haare überhaupt nicht in Berührung mit einander.

gleichmässige lebhafte Thätigkeit von 3—4 Schlägen, auch mehr, pro Secunde. Die Herabsetzung der Erregbarkeit im Mittelfeld durch die niedrige Temperatur war also vom oberen, selbst wenig erregten Feld aus nicht mehr ausgeglichen, wie in den früheren Versuchen, und noch viel weniger, wie vorauszusehen war, vom thätigen stromabwärts gelegenen Untergebiet aus. Nun musste es sich entscheiden, ob es gelingt, durch ein in Ruhe befindliches Zellgebiet hindurch ein in mässiger Thätigkeit begriffenes noch mehr zu erregen. Und das ist thatsächlich der Fall. Reizte ich nämlich durch Ueberstreichen mit einem feinen Haarpinsel im oberen Feld, so konnte ich, wenn ich die Grenze zwischen mittlerem und unterem eingestellt hatte, deutlich bemerken, wie in letzterem die Thätigkeit sich lebhaft, oft bis zur Unzählbarkeit der Schläge steigerte, während das mittlere sich vollständig ruhig verhielt. Es hatte also den Reiz geleitet, ohne selbst in Thätigkeit zu treten.

Wurde nun der Reiz verlängert und verstärkt, dann begann das Mittelstück zu arbeiten und übertrug dem unteren Abschnitt einen neuen mechanischen Impuls, der diesen zu weiterer, sehr lebhafter Thätigheit erregte. Unter bestimmten Erregungszuständen trat diese zweite Erregung ziemlich viel später nach der ersteren ein, die entweder noch bestand, oder schon ganz verschwunden sein konnte. Es war hiernach so, als bedürften die Zellen im mittleren abgekühlten Felde ausser der durch eine innere Leitung übertragenen Erregung zur Auslösung der Thätigkeit noch des äusseren direkten Anstosses von den Oberzellen aus, während in dem in relativ gutem Erregungszustand befindlichen unteren Feld der durch die specifische Leitung weiter gegebene innere Anstoss genügte, um eine Thätigkeitssteigerung hervorzurufen. Dass die erste Erregung im unteren Feld, die auch bis zum Anlangen der zweiten anhalten kann, nicht etwa durch die mechanische Reizung oben (den Pinselstrich) direkt ebenfalls mechanisch miterzeugt wird, beweist ihr späteres Eintreten wie auch die Thatsache, dass ganz derselbe Pinselstrich am unteren Ende der Schleimhaut durchaus keine allgemeine Belebung des Epithels (etwa durch allgemeine Erschütterung) zu erzeugen pflegt.

Weiter kann man durch eine vorsichtig abgestufte Wärmesteigerung in der oberen Kammer dasselbe Resultat erreichen.

Der Versuch gestaltet sich hiernach folgendermassen: Man

leitet durch die Mitte wieder kaltes, durch das obere und untere Fach Wasser von 10° C. Die Mitte ist ruhig, oben und unten schlägt das Epithel, wenn auch sehr schwach. Jetzt wird oben rasch durch Zuleitung von c. 15° C. warmem Wasser erwärmt. Die Mitte bleibt vorläufig noch ruhig, der untere Abschnitt aber arbeitet ganz wie in dem vorigen Versuch, lebhaft in Folge der innern Erregungsleitung durch die ruhige Mitte. Nach einiger Zeit setzt sich auch die kalte Mitte von oben herab in Thätigkeit und bringt nun ihrerseits zum zweiten Mal durch äussere mechanische Erregungsleitung und wohl auch durch Weiterleitung der Erhöhung des eigenen Reizzustandes den unteren Abschnitt in lebhafte oder lebhaftere Thätigkeit.

Aus allen diesen Versuchen geht also hervor, dass in dem Flimmerepithel eine innere, nervenartige, und eine äussere, mechanische Leitung der Erregung vorhanden ist. Es hat sich ferner gezeigt, dass in unseren Versuchen die erstere, wie es auch wohl zweckmässig ist, der zweiten, mechanischen vorauseilt. Unter normalen Verhältnissen besteht vielleicht ein derartiger Zeitunterschied kaum. Ist die Thätigkeit des Epithels eine mässige, so genügt der innere Reiz, um es zu starker Thätigkeit anzuregen. Ist dagegen die Thätigkeit des Epithels gleich Null und demzufolge wohl auch seine Erregbarkeit eine äusserst geringfügige, so genügt der innere Reiz nicht mehr, um es zur Thätigkeit anzufachen; dazu bedarf es des äusseren. Die innere Reizleitung kann ferner noch bestehen, wenn die äussere Thätigkeit der Zellen schon vorübergehend aufgehoben ist.

Wir sehen so das Flimmerepithel in biologischer Hinsicht eine in schönster Weise vermittelnde Stellung einnehmen zwischen den einfachen Protoplasmazellen, den weissen Blutkörperchen etc. und den quergestreiften Muskeln. Jene zeigen sich in den verschiedensten Richtungen vollständig selbständig. Man fühlt sich versucht, sie so gut wie die niedrigsten Amöben als Individuen anzusprechen. Die Flimmerzellen theilen verschiedene wesentliche Eigenschaften mit ihnen: die Fähigkeit selbständiger Lebensäusserung an ihren contraktilen Haargebilden, die direkte Reizbarkeit. Dazu kommt aber etwas dort Fehlendes, die Leitungsfähigkeit und coordinatorische Thätigkeit. Das Flimmerepithel vereinigt sonach in sich, was bei höher entwickelten contractilen Gebilden auf zweierlei Zellen, beziehungsweise Zellen-

derivate vertheilt ist. Die Muskelzelle besitzt wohl noch Contraetilität und Reizbarkeit, aber es fehlt ihr die Fähigkeit von innen heraus die erstere kraft ikrer Lebensfähigkeit zu bethätigen; der Nerv übernimmt die Stelle des reizleitenden und auslösenden Elementes. Das was man beim Muskel indirekte Reizbarkeit nennt, zu deren Bethätigung dieser des vermittelnden Zusammenhanges mit dem Nervensystem bedarf, das finden wir aueh bei dem Flimmerepithel in der inneren Erregungsleitung, aber ohne dass ein anders geartetes Element (wie etwa der Nerv) dafür benöthigt wäre: jede Oberzelle versieht für ihre Unterzelle den Dienst des reizzuführenden Organs. Die biologisehe Stellung des Flimmerepithels unter dem Muskelsystem, die aueh in der praktischen Bedeutsamkeit für den Organismus hervortritt, ist hiernaeh charakterisirt durch die grössere Menge von Functionen, die ihm zukommen.

Ueberblickt man das bisher Erörterte, so muss man sich gestehen, wie wunderbar zweekmässig die ganze physiologisehe Thätigkeit des Flimmerepithels eingerichtet ist. Wir dürfen gewiss nicht annehmen, dass dieselbe im Leben stets ad maximum gesteigert ist, es wird vielmehr stets auf einen Reiz mit einer gewissen Thätigkeitssteigerung geantwortet werden können. Gesetzt nun, ein reifes Ei wird frei und gelangt auf die Flimmerbahnen der Fimbrien, so wird diese mechanische Reizung genügen, die betroffenen Zellen in das lebhafteste Arbeitstempo zu versetzen. Der Reiz wird, entsprechend seiner Stärke und dem Erregungszustand der Schleimhaut, stromabwärts ein gutes Stüek voraus wirksam, die seitlieh benachbarten Längsreihen bleiben nahezu unbetroffen, die passirten Strecken treten bald in ihre Norm zurück. Nehmen wir umgekehrt einen Saamenfaden an, der gegen das Flimmerepithel anzukämpfen hat. — Ich denke hier besonders an den langen Weg durch den Eileiter der grossen Vögel. — Er selbst bekommt fortwährend neue Impulse, während er die von ihm erregten Strekken stets hinter sich lässt; denn stromaufwärts besteht eben keine Erregungsleitung, sondern nur die langsam und in beschränktem Grad zur Geltung gelangende direkte Erregbarkeit, die er selbst wohl wirksamer auslöst, als die kaum selbst gereizte Unterzelle. Es ist wohl nicht unwahrscheinlich, dass gegen den Strom des Flimmerepithels nur die kräftigsten Spermatozoën mit Erfolg ankämpfen und auf diese Weise eine Art „Auslese“ im Darwin'schen Sinne sieh geltend maeht.

c) Das Zucken des Epithels und seine Beziehungen zur Reizleitung und Coordination.

Noeh habe ieh eine Erseheinung zu erwähnen, die in augenscheinlicher Weise mit der inneren Reizleitung in Beziehung steht: es läuft nämlieh als Vorbote, dass auf einen gesetzten stärkeren Reiz eine Erregung folgen werde, oft sehr deutlich eine eigenartige, wie peristaltisehe Bewegung stromabwärts durch die Rinnen und Felder, in denen sieh die Epithelbeläge präsentiren. Die Rinnen verbreitern sieh auffällig und sofort tritt lebhafte Thätigkeit bez. Steigerung derselben ein. Lässt diese naeh, so nähern die Felder sich einander wieder, die Rinnen verschmälern sieh deutlieh von oben herab.

Weit eigenthümlicher aber und ungemein auffallend ist eine jetzt zu beschreibende, sieherlieh schon von vielen Beobaehtern gesehene Erseheinung, die ich das Zueken des Flimmerepithels nennen will. Es tritt unter den versehiedensten Verhältnissen auf, z. B. unterhalb einer gesehädigten Stelle, wie Just angiebt, am regelmässigsten aber wohl dann, wenn in Folge von übergrosser Erregung oder Thätigkeit das Flimmerepithel und namentlieh das zweekmässige Zusammenarbeiten der einzelnen Zellen, (die Coordination) gelitten hat.

Die Erseheinung ist folgende: Man sieht in den betroffenen Stellen ein wogendes Hin- und Hergehen oder auch eine ruckartige Bewegung grosser Flächen, einem Zueken eines sieh mässig schnell zusammenziehenden Muskels vergleichbar. Man denkt natürlich zuerst an Muskeln, die ja unter dem Flimmerepithel sind, allein ich bin sieher, dass die Muskeln daran unsehuldig sind und dieses Zueken von dem Epithel ausgeht.

Ich beobachtete es zunäehst in dem abgekühlten mittleren Absehnitte bei obigen Versuchen. Es war, als ob das Epithel wenigstens eine Lebensäusserung thun wollte, da es nicht mehr flimmern konnte. Weiter aber trat es mir entgegen naeh anhaltender Erregung und, wie ieh glaube, Ueberanstrengung des Epithels. Wie schon oben mitgetheilt, geräth nach einiger Zeit diejenige Partie des Epithels, die unmittelbar unter, d. h. stromabwärts von dem dauernd auf ihr ruhenden Drahtstück liegt, nach lebhaftester Thätigkeit in Ruhe. Das Epithel hat gethan, was es thun konnte und mit äusserster Anstrengung den Draht herab

zu schaffen sich bemüht. Es war ihm unmöglich, es ist endlich ermattet zu Ruhe gekommen.

Wenn aber direkt unterhalb des Drahtes Ruhe eingetreten ist und die Ausbreitung der Erregung nach abwärts sich bedeutend verkleinert hat, dann macht sich wieder in den thätigen Stellen jenes verdächtige Zucken bemerklich, welches immer mit einer vorübergehenden, gesteigerten Thätigkeit verbunden ist. Nimmt man den Draht nicht zu spät weg, so kann man diese Zuckungen binnen kurzer Zeit wieder verschwinden sehen, sofern nicht eine Verletzung gesetzt war und bald erholen sich auch die vorher ermatteten Zellen.

Sind einige Stunden seit der Präparation vergangen, so macht sich in weiter Ausdehnung ganz spontan ein solch' eigenartiges Zucken bemerkbar, wieder mit sofortiger vorübergehender Thätigkeitssteigerung. Bald zeigt sich, dass im Gefolge dieser Erscheinung ein allmähliches Versagen der Coordination eintritt.

Das Zucken ist offenbar eine Absterbeerscheinung, in der noch einmal der physiologische Zusammenhang ganzer langer Zellreihen sich dokumentirt. Bald zeigen sich einzelne Zellen, weiterhin ganze Zellstrecken abgestorben. Die Probe darauf macht man am besten durch Ueberpinseln. Zellen, die daraufhin nicht mehr auch nur mit der geringsten Thätigkeit reagiren, sind mindestens als unfähig zu irgend einer Erregungsleitung, wenn nicht zu jeder Lebensäusserung zu betrachten, wie ich mich aus mannigfachen Versuchen überzeugte. Bei dem besprochenen Zustand der Schleimhaut, bei dem immerhin noch eine überwiegende Anzahl von Zellen lebensfähig ist, verschafft sich ein oben gesetzter Reiz dann auch nicht mehr über die ganze Länge der Haut Geltung; er wirkt eben nur in den noch unversehrten Reihen, die er direkt trifft. Vielleicht wird auch eine dem Absterben nahe Zelle mechanisch noch einmal so gereizt, dass sie einem unter ihr befindlichen Zellencontinuum noch einen schwachen Impuls zu übermitteln vermag, meist aber bleibt die Wirkung auf ein kleines unversehrtes Gebiet beschränkt. Der Ausfall einer einzigen Zelle in der Längsreihe unterbricht den physiologischen Connex, auf dem die Coordination durch die ganze Reihe hindurch beruht; die grosse rechtläufige Verdichtungs- und Verdünnungs-Welle, die ursprünglich eine lange Bahn durchzog, hat einer Unzahl bald längerer bald kürzerer kleiner Wellen Platz gemacht, deren Umfang und Ende wohl je eine

schwer geschädigte oder schon todte Zelle bezeichnet. Nach 24stündigem, spätestens 36stündigem Liegen auch unter den günstigsten [1]) Bedingungen hat das, was wir als innere Leitung bezeichneten, wohl überall aufgehört. Die Reaction der einzelnen Zellen auf mechanischen Reiz ist noch vorhanden, sie ist eben eine ihrer andauerndsten Lebenseigenschaften, während die Coordination ausser dem unversehrten histologischen Zusammenhang offenbar einen möglichst gleichmässigen, nicht allzu herabgekommenen Zustand der Erregbarkeit bei den Zellen einer Reihe voraussetzt. Denn auch, wenn bei der Unterzelle dieser wesentlich unter das Niveau des Normalen herabgesunken ist, so vermag sie trotz aller ihr etwa noch zukommenden Erregungen nicht mehr in dem Rhythmus zu folgen und damit ist die Coordination aufgehoben.

Um dem Wesen der Coordination noch näher zu treten, suchte ich den Einfluss einer lokalen Schädigung auf dieselbe zu eruiren. Zu dem Behufe trennte ich wiederholt bei ganz frischen Präparaten mit scharfem Messer durch einen leichten, thunlichst nur die Epithelschicht trennenden Querschnitt an günstiger Beobachtungsstelle mehrere Längsreihen durch. Die Verletzung traf in der Längsrichtung meist nur wenige Zellen; direkt darunter war die Thätigkeit zunächst entschieden verstärkt und wohlgeordnet.

Dabei trat sofort oder doch in kürzester Frist wieder jenes charakteristische Zucken hervor, das sich aber nur in den unterhalb des Schnittes gelegenen Partieen geltend machte und auch in der Breitenausdehnung nur, soweit jener reichte. So lange dieses Zucken dauert und soweit es sich erstreckt, ein krampfhaftes Arbeiten aller Zellen, das soweit geht, dass sich die dem Schnitte zunächst gelegenen Zellen auf ziemliche Strecken von ihrer Unterlage loslösen und dabei in Verbindung mit ihren Unterzellen bleiben. Es zeigt sich also wieder ein weit innigerer histologi-

---

1) Günstigste Bedingung für Schleimhäute von Warmblütern ist nicht etwa die Aufbewahrung in feuchter Kammer oder physiologischer Kochsalzlösung bei Körpertemperatur; denn hierbei wird die in den Zellen liegende Lebenskraft zu rasch verbraucht. Wohl aber konnte ich auf der Nasenschleimhaut eines Kalbes, von dem ich einfach den ganzen abgehäuteten Kopf in ein stets feucht gehaltenes Tuch einschlug, noch nach 6 Tagen mit Temperaturschwankungen von 4—20° C., bei plötzlicher Verbringung auf Körpertemperatur, Flimmerbewegung nachweisen.

scher Zusammenhang der Zellen in der Längsrichtung, eben in einer auch nach dem physiologischen Verhalten zusammengehörigen Reihe, als nach beiden Seiten. Hier lösen sich die Reihen vielfach von einander ab und in den so frei in der Flüssigkeit schwebenden und arbeitenden Stücken einer Längsreihe, die noch mit festsitzenden Partieen im Zusammenhang sind, sieht man aufs Deutlichste, dass das Zucken den Epithelcilien, nicht anderen Gewebstheilen (etwa Muskeln) eigen ist.

Es scheint mir die gleichmässige Gewebsspannung, die zwischen den Epithelzellen normalerweise herrscht, für die innere Erregungsleitung, welche ja eine Grundbedingung für die coordinirte Thätigkeit ist, eine bedeutende Rolle zu spielen. Denn Thatsache ist, dass eine Steigerung der Thätigkeit eintritt, wenn man die Spannung der Haut ändert, dass weiter eine Uebertreibung derselben dauernd schädigt, und dass schliesslich in den von der Unterlage losgelösten Zellconnexen gegenüber den noch festsitzenden eine Coordinationsstörung eintritt, die wieder ausgeglichen erscheint in Reihen, die gänzlich losgelöst an sich eine Schädigung nicht erlitten haben. So gelingt es durch Abheben mit einem Spatel, eine gewiss rohe Präparationsweise, Zellreihen zu erhalten, in denen sich die Flimmerung in schönster Ordnung vollzieht.

d) Elektrische Reizung.

Schliesslich habe ich noch einige Resultate elektrischer Reizversuche zu erwähnen, die ich wegen Mangel an Zeit leider nicht weiter ausdehnen konnte, die aber in Beziehung auf die elektrischen Erregungsgesetze contraktiler und nervöser Gebilde und namentlich im Himblick auf die neuesten wichtigen Untersuchungen von Hillel Jofé[1]), sowie vornehmlich auf diejenigen von Biedermann[2]) und seinen Schülern ein erhöhtes Interesse auch in ihrem bescheidenen Umfange beanspruchen dürften.

Da die mechanische Reizbarkeit als wesentlicher Faktor erkannt war, durften die Reizelektroden nicht von oben, sondern nur von unten zugeführt werden. Zu dem Zwecke wurde besagtes

1) Recherches physiologiques sur l'action polaire des courants électriques. Thèse inaugurale, Genève 1889.

2) Dieses Archiv Bd. 45, S. 1 und S. 369.

Korkrähmchen in einen weiteren Rahmen von Blockholz [1]) gelegt, in dessen Längsseiten Rinnen so eingeschnitten waren, dass sich mittelst darin eingepasster Klemmschrauben starke, bis auf eine angelöthete Platinelektrode isolirte Zuleitungsdrähte knapp auf der Oberfläche des Objektgläschens beliebig gegen einander verschieben liessen.

Zur Reizung mit unpolarisirbaren Electroden wurde ein in ein Korkrähmchen eingepasstes Gläschen etwa in der Mitte mit 2 in der Längsrichtung 1 cm von einander entfernten kleinen Bohrlöchern versehen, durch die von unten mit physiologischer Kochsalzlösung getränkte Bindfadenstückchen den Strom von unpolarisirbaren Elektroden her zuführten. Den Strom lieferten bei gut erregbaren Rachenschleimhäuten von Rana temporaria 1 oder 2, bei weniger erregbaren 2—6 hintereinander geschaltete kleine Daniells; in den Stromkreis war ein Quecksilberschlüssel und eine Wippe eingeschaltet. Nennt man nun den mit der Flüssigkeits-Strömung gleich gerichteten elektrischen Strom den absteigenden, den umgekehrten den aufsteigenden, so ergiebt sich Folgendes: Gleichviel ob der Strom auf- oder absteigend ist, ob also die obere (stromaufwärts gelegene) Elektrode Kathode oder Anode ist, so tritt nach einer Latenzdauer von 1—3 Secunden und mehr, in Folge von Schliessung in ihrer Nähe und in der intrapolaren Strecke eine deutliche, meist sehr starke Erregung ein. Die Erregung ist aber eine wesentlich polare und tritt, so weit ich wenigstens sehen konnte, bei Schliessung sowohl an der Anode als an der Kathode auf. Auch für die Oeffnung dürfte dasselbe gelten, doch halte ich meine Erfahrungen zu einer definitiven Entscheidung über Letzteres noch nicht für ausreichend.

Ist nämlich die Erregbarkeit nur eine mässige, die Spannweite der Elektroden eine ziemlich (1—2 cm) grosse, oder hat man den physiologischen Zusammenhang durch eine Schädigung in der intrapolaren Strecke unterbrochen, so kann man sich überzeugen, dass die Erregung von den Polen ausgeht und namentlich zu dem unteren Pole nicht einfach fortgeleitet ist. Auch sieht man nach länger dauernder electrischer Reizung (ähnlich wie oben bei dem Draht) die in unmittelbarer Nähe der Elektroden befindlichen Ab-

---

1) Universitätsmechaniker Albrecht in Tübingen fertigte den kleinen Apparat zugleich für mechanische Reizung in sehr bequemer Form an.

schnitte in Ruhe, die stromabwärts gelegenen dagegen in lebhafter Thätigkeit. Bei ziemlich guter Erregbarkeit ist in Kurzem die ganze intrapolare Strecke in lebhaftester, die Zeit einer minutenlang anhaltenden Schliessung weit überdauernder Thätigkeit.

Eine Strecke weit oberhalb wie unterhalb des intrapolaren Abschnittes tritt bei Schliessung ebenfalls Erregung ein, über deren Abhängigkeit von Stromschleifen Bestimmtes vorerst nicht zu sagen ist, die aber nach unten eine viel ausgedehntere zu sein scheint, als nach oben, was zu dem bisher über Reizleitung Gesagten stimmt. Lässt man den constanten Strom längere Zeit einwirken, so tritt in der intrapolaren Srecke allmählich eine Herabsetzung der Thätigkeit bis zu völliger Ruhe ein, die einige Zeit nach der Öffnung einer entschiedenen Belebung weicht.

Reizt man einige Male kurze Zeit in derselben Stromrichtung, so tritt eine deutliche Abschwächung der Wirkung ein. Das blosse Umlegen des Stromes genügt bei gleicher Stärke eine geradezu überraschende Wirkung der Schliessung an Anode und Kathode hervorzurufen, gleichviel wie der Strom gerichtet ist zur Flüssigkeitsströmung. Die Volta'sche Alternative ist also sehr ausgeprägt vorhanden, wie ja auch Engelmann gefunden.

Soll ich die Hauptresultate der vorstehenden Untersuchungen noch einmal, kurz zusammengefasst, wiedergeben, so habe ich zu sagen:

1. Die Flimmerbewegung bei Wirbelthieren vollzieht sich in Form einer in der Richtung des wirksamen Schlages fortschreitenden longitudinalen Welle.
2. Das Flimmerepithel besitzt eine ausgesprochene mechanische Erregbarkeit, wie dies seiner physiologischen Aufgabe mechanischer Arbeit entspricht.
3. Die Coordination beruht nicht bloss auf einer äusseren, sondern wesentlich auch auf einer inneren, von Oberzelle zu Unterzelle stattfindenden Reizübertragung beziehungsweise Leitung.
4. Die elektrische Erregung scheint zu gleicher Zeit an beiden Polen stattzufinden.

